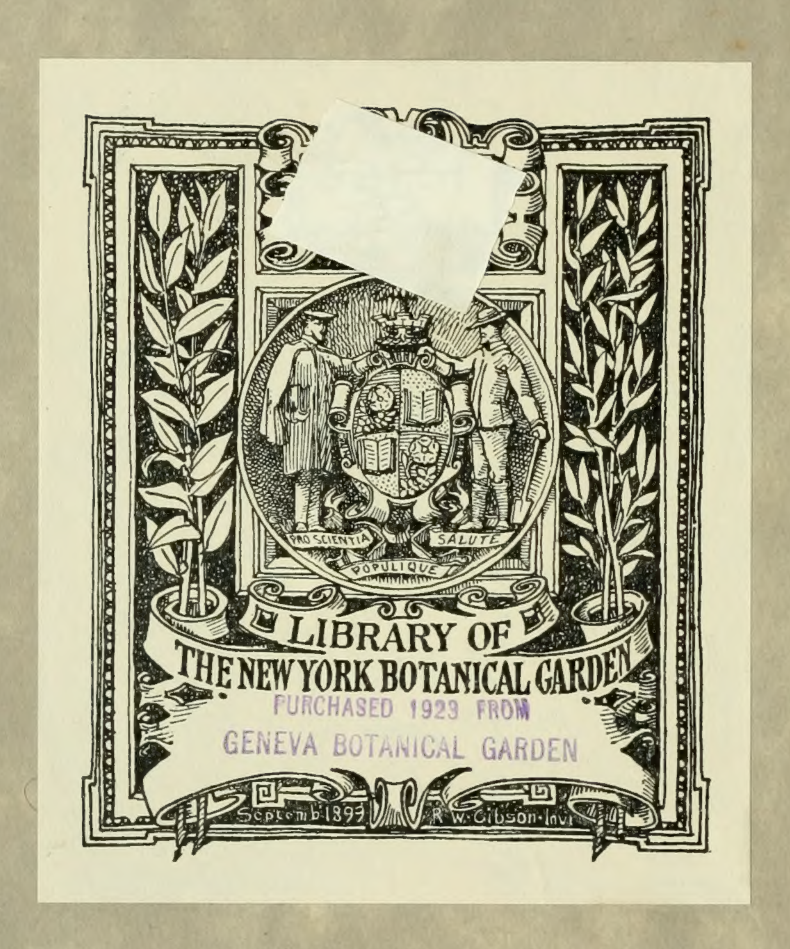

PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
Septemb 1897
R. W. Gibson Inv

Überreicht vom Verfasser

BEITRÄGE ZUR KENNTNIS DER ENTSTEHUNG DER SCHLAFBEWEGUNGEN

VON

W. PFEFFER

ORDENTLICHEM MITGLIED DER KÖNIGLICH SÄCHSISCHEN GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN

DES XXXIV. BANDES
DER ABHANDLUNGEN DER MATHEMATISCH-PHYSISCHEN KLASSE
DER KÖNIGL. SÄCHSISCHEN GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN

N° I

MIT 36 FIGUREN IM TEXT

LEIPZIG
BEI B. G. TEUBNER
1915

ABHANDLUNGEN DER MATHEMATISCH-PHYSISCHEN KLASSE DER KGL. SÄCHSISCHEN GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN ZU LEIPZIG.

I. BAND. (1. Bd.)*) 1852. brosch. Preis ℳ 13.60.

A. F. MÖBIUS, Über die Grundformen der Linien der dritten Ordnung. Mit 1 Tafel. 1849. ℳ 2.40.
P. A. HANSEN, Auflösung eines beliebigen Systems von linearischen Gleichungen. — Über die Entwickelung der Größe $(1-2\alpha H+\alpha^2)^{-\frac{1}{2}}$ nach den Potenzen von α. 1849. ℳ 1.20.
A. SEEBECK, Über die Querschwingungen elast. Stäbe. 1849. ℳ 1.—
C. F. NAUMANN, Über die cyclocentrische Conchospirale u. über das Windungsgesetz von Planorbis Corneus. 1849. ℳ 1.—
W. WEBER, Elektrodynamische Maßbestimmungen (Widerstandsmessungen). 2. Abdruck. 1863. ℳ 3.—
F. REICH, Neue Versuche mit der Drehwage. 1852 ℳ 2.—
M. W. DROBISCH, Zusätze z. Florent. Problem. Mit 1 Taf. 1852. ℳ 1.60.
W. WEBER, Elektrodynamische Maßbestimmungen (Diamagnetismus). Mit 1 Tafel. 2. Abdruck. 1867. ℳ 2.—

II. BAND. (4. Bd.) 1855. brosch. Preis ℳ 20.—

M. W. DROBISCH, Über musikalische Tonbestimmung und Temperatur. Mit 1 Tafel. 1852. ℳ 3.—
W. HOFMEISTER, Beiträge zur Kenntniss der Gefäßkryptogamen. I. Mit 18 Tafeln. 1852. ℳ 4.—
P. A. HANSEN, Entwickelung des Produkts einer Potenz des Radius Vectors mit dem Sinus oder Cosinus eines Vielfachen der wahren Anomalie in Reihen, die nach den Sinussen oder Cosinussen der Vielfachen der wahren, excentrischen oder mittleren Anomalie fortschreiten. 1853. ℳ 3.—
—— Entwickelung der negativen und ungraden Potenzen der Quadratwurzel der Function $r^2 + r'^2 - 2rr'$ (cos U cos U' + sin U sin U' cos J). 1854. ℳ 3.—
O. SCHLÖMILCH, Über die Bestimmung der Massen und der Trägheitsmomente symmetrischer Rotationskörper von ungleichförmiger Dichtigkeit. 1854. ℳ —.80.
—— Über einige allgemeine Reihenentwickelungen und deren Anwendung auf die elliptischen Funktionen. 1854. ℳ 1.60.
P. A. HANSEN, Die Theorie des Äquatoreals. 1855. ℳ 2.40.
C. F. NAUMANN, Über die Rationalität der Tangenten-Verhältnisse tautozonaler Krystallflächen. 1855. ℳ 1.—
A. F. MÖBIUS, Die Theorie der Kreisverwandtschaft in rein geometrischer Darstellung. 1855. ℳ 2.—

III. BAND. (5. Bd.) 1857. brosch. Preis ℳ 19.20.

M. W. DROBISCH, Nachträge zur Theorie der musikalischen Tonverhältnisse. 1855. ℳ 1.20.
P. A. HANSEN, Auseinandersetz. einer zweckm. Methode z. Berechn. d. absoluten Störungen d. klein. Planeten. 1. Abhdlg. 1856. ℳ 5.—
R. KOHLRAUSCH und W. WEBER, Elektrodynamische Maßbestimmungen, insbesondere Zurückführung der Stromintensitäts-Messungen auf mechanisches Maß. 2. Abdruck. 1889. ℳ 1.60.
H. D'ARREST, Resultate aus Beobachtungen der Nebelflecken und Sternhaufen. Erste Reihe 1856. ℳ 2.40.
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuchungen. 1. Abhdlg.: Üb. d. Mess. d. atmosph. Elektrizität nach absol. Maße. Mit 2 Taf. 1856. ℳ 6.—
W. HOFMEISTER, Beiträge zur Kenntnis der Gefäßkryptogamen. II. Mit 13 Tafeln. 1857. ℳ 4.—

IV. BAND. (6. Bd.) 1859. brosch. Preis ℳ 22.50.

P. A. HANSEN, Auseinandersetz. e. zweckmäßig. Methode z. Berechn. d. absoluten Störungen d. klein. Planeten. 2. Abhdlg. 1875. ℳ 4.—
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 2. Abhdlg.: Über die thermo-elektrischen Eigenschaften des Boracites. 1857. ℳ 2.40
—— Elektrische Untersuchungen. 3. Abhdl.: Über Elektrizitätserregung zwischen Metallen und erhitzten Salzen. 1858. ℳ 1.60.
P. A. HANSEN, Theorie der Sonnenfinsternisse und verwandten Erscheinungen. Mit 2 Tafeln. 1858. ℳ 6.—
G. T. FECHNER, Über ein wichtiges psychophysikalisch. Grundgesetz u. dessen Beziehung zur Schätzung der Sterngrößen. 1858. ℳ 2.—
W. HOFMEISTER, Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. I. Dikotyledonen m. ursprüngl. einzelligem, nur durch Zellenteilung wachs. Endosperm. Mit 27 Taf. 1859. ℳ 8.—

V. BAND. (7. Bd.) 1861. brosch. Preis ℳ 24.—

W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 4. Abhdlg.: Über das Verhalten d. Weingeistflamme in elektr. Beziehung. 1859. ℳ 2.—
P. A. HANSEN, Auseinandersetz. einer zweckm. Methode z. Berechn. d. absoluten Störungen d. klein. Planeten. 3. Abhdlg. 1859. ℳ 7.20.
G. T. FECHNER, Üb. ein. Verhält. d. binocularen Sehens. 1860. ℳ 5.60.
G. METTENIUS, 2 Abhdlgen: I. Beiträge zur Anatomie d. Cycadeen. Mit 5 Taf. II. Über Seitenknospen bei Farnen. 1860. ℳ 3.—
W. HOFMEISTER, Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung d. Phanerogamen. II. Monokotyledonen. Mit 25 Taf. 1861. ℳ 8.—

VI. BAND (9. Bd.) 1864. brosch. Preis ℳ 19.20.

W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 5. Abhdl.: Maßbestimmungen der elektromotor. Kräfte. 1. Teil. 1861. ℳ 1.60.
—— Messungen über die Absorption der chemischen Strahlen des Sonnenlichtes. 1862. ℳ 1.20.
P. A. HANSEN, Darlegung der theoretischen Berechnungen der in den Mondtafeln angewandten Störungen. 1. Abhdl. 1862. ℳ 9.—
G. METTENIUS. Üb. d. Bau v. Angiopteris. Mit 10 Taf. 1863. ℳ 4.40.
W. WEBER, Elektrodynamische Maßbestimmungen, insbesondere über elektrische Schwingungen. 1864. ℳ 3.—

VII. BAND. (11. Bd.) 1865. brosch. Preis ℳ 17.—

P. A. HANSEN, Darlegung der theoretischen Berechnung der in den Mondtafeln angewandten Störungen. 2. Abhdl. 1864. ℳ 9.—
G. METTENIUS, Über d. Hymenophyllaceae. Mit 5 Taf. 1864. ℳ 3.60.
P. A. HANSEN, Relationen einesteils zwischen Summen u. Differenzen u. anderntheils zwischen Integralen u. Differentialen. 1865. ℳ 2.—
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 6. Abhdl.: Maßbestimmungen der elektromotor. Kräfte. 2. Teil. 1865. ℳ 2.80.

VIII. BAND. (13. Bd.) 1869. brosch. Preis ℳ 24.—

P. A. HANSEN, Geodätische Untersuchungen. 1865. ℳ 5.60.
—— Bestimmung des Längenunterschiedes zwischen den Sternwarten zu Gotha und Leipzig, unter seiner Mitwirkung ausgeführt von Dr. Auwers und Prof. Bruhns im April des Jahres 1865. Mit 1 Figurentafel. 1866. ℳ 2.80.
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 7. Abhdl.: Über die thermoelektr. Eigensch. d. Bergkrystalles. M. 2 Taf. 1866. ℳ 2.40.
P. A. HANSEN, Tafeln der Egeria mit Zugrundelegung der in den Abhandlungen der K. S. Ges. d. Wissenschaften in Leipzig veröffentlichten Störungen dieses Planeten berechnet und mit einleitenden Aufsätzen versehen. 1867. ℳ 6.80.
—— Von der Methode der kleinsten Quadrate im Allgemeinen und in ihrer Anwendung auf die Geodäsie. 1867. ℳ 6.—

IX. BAND. (14. Bd.) 1871. brosch. Preis ℳ 18.—

P. A. HANSEN, Fortgesetzte geodätische Untersuchungen, bestehend in zehn Supplementen zur Abhandlung von der Methode der kleinsten Quadrate im Allgemeinen und in ihrer Anwendung auf die Geodäsie. 1868. ℳ 5.40.
—— Entwickelung e. neuen veränd. Verfahrens zur Ausgleichung e. Dreiecksnetzes mit besond. Betracht. d. Falles, in welchem gewisse Winkel vorausbestimmte Werte bekommen sollen. 1869. ℳ 3.—
—— Supplement zu den geodätischen Untersuch. benannten Abhdlg., die Reduktion d. Winkel ein. sphäroid. Dreiecks betr. 1869. ℳ 2.—
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 8. Abhdl.: Über die thermoelektr. Eigensch. des Topases. Mit 4 Tafeln. 1870. ℳ 2.40.
P. A. HANSEN, Bestimmung d. Sonnenparallaxe durch Venusvorübergänge vor d. Sonnenscheibe mit besond. Berücksichtig. d. i. J. 1874 eintreffenden Vorüberganges. Mit 2 Planigloben. 1870. ℳ 3.—
G. T. FECHNER, Zur experiment. Ästhetik. 1. Teil. 1871. ℳ 2.—

X. BAND. (15. Bd.) 1874. brosch. Preis ℳ 21.—

W. WEBER, Elektrodynamische Maßbestimmungen, insbesondere über das Prinzip der Erhaltung der Energie. 1871. ℳ 1.60.
P. A. HANSEN, Untersuchungen des Weges eines Lichtstrahls durch eine belieb. Anzahl v. brechenden sphär. Oberflächen. 1871. ℳ 3.60.
C. BRUHNS und E. WEISS, Bestimmung der Längendifferenz zwischen Leipzig und Wien. 1872. ℳ 2.—
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 9. Abhdl.: Über die thermoelektr. Eigensch. d. Schwerspathes. M. 4 Taf. 1872. ℳ 2.—
—— Elektrische Untersuchungen. 10. Abhdl.: Über die thermoelektr. Eigenschaften des Aragonites. Mit 3 Tafeln. 1872. ℳ 2.—
C. NEUMANN, Über die den Kräften elektrodynamischen Ursprungs zuzuschreibenden Elementargesetze. 1873. ℳ 3.80.
P. A. HANSEN, Von der Bestimmung der Teilungsfehler eines gradlinigen Maßstabes. 1874. ℳ 4.—
—— Über d. Darstellung d. grad. Aufsteigens u. Abweichens d. Mondes in Funktion d. Länge in d. Bahn u. d. Knotenlänge. 1874. ℳ 1.—
—— Dioptr. Untersuchungen mit Berücksicht. d. Farbenzerstreuung u. d. Abweich. wegen Kugelgestalt. 2. Abhdlg. 1874. ℳ 2.—

XI. BAND. (18. Bd.) 1878. brosch. Preis ℳ 21.—

G. T. FECHNER, Üb. d. Ausgangswert d. kleinst. Abweichungsumme, dess. Bestimmung, Verwendung und Verallgemein. 1874. ℳ 2.—
C. NEUMANN, Über das von Weber für die elektrischen Kräfte aufgestellte Gesetz. 1874. ℳ 3.—
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 11. Abhdlg.: Über die thermoelektrischen Eigenschaften des Kalkspathes, des Berylles, des Idocrases und des Apophyllites. Mit 3 Tafeln. 1875. ℳ 2.—
P. A. HANSEN, Über die Störungen der großen Planeten, insbesondere des Jupiter. 1875. ℳ 6.—
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 12. Abhdlg.: Über die thermoelektrischen Eigenschaften des Gypses, des Diopsids, des Orthoklases, des Albits u. des Periklins. Mit 4 Taf. 1875. ℳ 2.—
W. SCHEIBNER, Dioptrische Untersuchungen, insbesondere über das Hansensche Objektiv. 1876. ℳ 3.—
C. NEUMANN, Das Webersche Gesetz bei Zugrundelegung der unitarischen Anschauungsweise. 1876. ℳ 1.—
W. WEBER, Elektrodynam. Maßbestimmungen, insbesondere über die Energie der Wechselwirkung. Mit 1 Tafel. 1878. ℳ 2.—

XII. BAND. (20. Bd.) 1883. brosch. Preis ℳ 22.—

W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 13. Abhdlg.: Über die thermoelektrischen Eigenschaften des Apatits, Brucits, Coelestins, Prehnits, Natroliths, Skolezits, Datoliths und Axinits. Mit 3 Tafeln. 1878. ℳ 2.—
W. SCHEIBNER, Zur Reduktion elliptischer Integrale in reeller Form. 1879. ℳ 5.—
—— Supplement zur Abhandlung über die Reduktion elliptischer Integrale in reeller Form. 1880. ℳ 1.50.
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuchungen. 14. Abhdlg.: Über d. photo- u. thermoelektr. Eigensch. d. Flußspathes. Mit 3 Taf. 1879. ℳ 2.—

---

*) Die eingeklammerten Ziffern geben die Zahl des Bandes in der Reihenfolge der Abhandlungen beider Klassen an.

BEITRÄGE ZUR KENNTNIS DER ENTSTEHUNG DER SCHLAFBEWEGUNGEN

VON

W. PFEFFER
ORDENTLICHEM MITGLIED DER KÖNIGLICH SÄCHSISCHEN GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN

DES XXXIV. BANDES
DER ABHANDLUNGEN DER MATHEMATISCH-PHYSISCHEN KLASSE
DER KÖNIGL. SÄCHSISCHEN GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN
N° I

MIT 36 FIGUREN IM TEXT

LEIPZIG
BEI B. G. TEUBNER
1915

Vorgetragen für die Abhandlungen am 14 Juni 1915.
Das Manuskript eingeliefert am 20 Juni 1915.
Der letzte Bogen druckfertig erklärt am 21 Dezember 1915.

Inhaltsübersicht.

Kapitel IV. Allgemeines.

BEITRÄGE ZUR KENNTNIS DER ENTSTEHUNG DER SCHLAFBEWEGUNGEN

VON

W. PFEFFER

ORDENTLICHEM MITGLIED DER KÖNIGLICH SÄCHSISCHEN GESELLSCHAFT
DER WISSENSCHAFTEN

Kapitel I.

Einleitung.

In folgendem sollen Untersuchungen mitgeteilt werden, die sich auf die Frage beziehen, ob die Schlafbewegungen nur paratonische Reaktionserfolge sind, oder ob sie zustandekommen indem eine autonome tagesperiodische Bewegungstätigkeit durch den täglichen Licht- oder Temperaturwechsel reguliert wird. Nachdem diese Frage bereits durch A. P. de Candolle (1805) aufgeworfen war, brachte die Folgezeit zunächst keine bestimmte Entscheidung, wenn auch die Mehrzahl der Forscher wohl dazu neigte, eine Tagesautonomik anzunehmen.[1])

Bei meinen Studien (1875), die nicht allein die Entstehung, sondern auch andere Seiten der Schlafbewegungen im Auge hatten, kam ich dann zu dem Resultat, daß die Schlafbewegungen paratonische Reaktionserfolge seien, die bei vielen Pflanzen in erster Linie durch den täglichen Beleuchtungswechsel, bei anderen durch den Temperaturwechsel hervorgerufen werden, und zu diesem Schluß führten auch meine späterhin (1907) ausgeführten Untersuchungen. Für diese Schlußfolgerung war besonders maßgebend die Erfahrung, daß bei allen benutzten Objekten, bei Konstanz der kontinuierlichen Beleuchtung und der übrigen Außenbedingungen, die tagesperiodischen Bewegungen unter allmählichem Ausklingen schwanden, so daß dann die Blätter entweder in einer Ruhelage verharrten oder kürzerperiodische autonome Bewegungen ausführten. Die energische Betätigung dieser, sowie der Umstand, daß bei Einführung eines tagesperiodischen Beleuchtungswechsels die Schlafbewegungen schnell wieder aufgenommen wurden, bewiesen, daß sich die Objekte im

1) Über die historische Entwicklung des Gegenstandes vgl. Pfeffer, Periodische Bewegungen der Blattorgane 1875, p 163; Pfeffer, Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen 1907, p. 259: Rosa Stoppel, Zeitschrift f. Botanik 1910, Bd. II, p. 369.

Dauerlicht in einem völlig aktionsfähigen und reaktionsfähigen Zustand befanden. Da die Pflanzen zudem fortwuchsen und da ferner in Dauerbeleuchtung aus dem Samen von Phaseolus gesunde und sich normal verhaltende Pflanzen erzogen werden konnten, so war damit erwiesen, daß das Schwinden oder Ausbleiben der Tagesautonomik im Dauerlicht nicht auf unzureichenden Außenbedingungen beruhen konnte, durch die natürlich auch ein Stillstand der Schlafbewegungen herbeigeführt werden kann, wie das die infolge der Lichtentziehung in Dunkelstarre verfallenden Pflanzen dartun.

Bei dem gesunden Befinden und der energischen Bewegungstätigkeit der in Dauerbeleuchtung befindlichen Objekte glaubte ich annehmen zu dürfen, daß eine autonome tagesperiodische Bewegungsbefähigung, sofern sie vorhanden, auch zur Betätigung kommen würde und zog deshalb eine Ausschaltung dieser Betätigung unter diesen Verhältnissen nicht in Betracht, obgleich ich die korrelative Ausschaltung kurzperiodischer autonomer Bewegungen verfolgte und diskutierte.[1]) Unter der Voraussetzung, daß eine Befähigung zu tagesautonomischen Bewegungen, die mir unter den angewandten Versuchsbedingungen nie entgegentraten, nicht bestehe, mußte folgerichtig geschlossen werden, daß die Schlafbewegungen als rein aitionastische (photonastische oder thermonastische) Reaktionserfolge zustande kommen.

Tatsächlich gibt es aber Objekte, bei denen tagesautonomische Bewegungen unter gewissen Bedingungen auftreten, unter anderen Bedingungen aber ausgeschaltet bleiben. Es wurde solches zuerst von ROSA STOPPEL[2]) für die Blüten von Calendula arvensis nachgewiesen, die wohl im Dunkeln, nicht aber bei Dauerbeleuchtung tagesautonomische Bewegungen ausführen. Diese Bewegungsbetätigung im Dunkeln ist verständlich, da diese Blüten ohne Beleuchtung sogar zur vollen Entwicklung kommen, während da, wo Dunkelstarre eintritt, infolge der Lichtentziehung die Bewegungstätigkeit ausklingen wird. So ist es zumeist bei grünen Blättern, auch bei den Laubblättern von Phaseolus, die aber dann, wenn nur das Gelenk verdunkelt, die Lamina aber beleuchtet wird, bewegungstätig bleiben, und unter diesen Umständen bei Dauerbeleuchtung tages-

1) PFEFFER, l. c. 1907, p. 455, 460. — Übrigens wurde (ebenda p. 447) darauf hingewiesen, daß möglicherweise gewissen Objekten tagesperiodische autonome Bewegungen zukommen könnten.

2) ROSA STOPPEL, Zeitschrift f. Botanik 1910 Bd. II, p. 369.

autonomische Bewegungen ausführen.[1]) Dementsprechend vollbringen auch, wie R. Stoppel[2]) zeigte, tagesautonomische Bewegungen diejenigen Blätter von Phaseolus, die bei Kultur in dauernder Finsternis in einem aktionsfähigen Zustand erhalten wurden.

Eine solche Befähigung zu autonomen tagesperiodischen Bewegungen ist indes nicht bei allen schlaftätigen Pflanzen vorhanden, wie sich aus den mitzuteilenden Untersuchungen ergibt, die zeigen, daß in dieser, wie in anderer Hinsicht spezifische Verschiedenheiten bestehen. Um das zu erweisen, dazu reichen die angestellten Versuche aus, die sich aber schon deshalb auf eine geringe Zahl von Pflanzenarten erstrecken, weil bei der langen Dauer der Einzelversuche mit den zu Gebote stehenden Mitteln nur eine begrenzte Zahl von Experimenten ausgeführt werden konnte. Aus diesen und anderen Gründen mußten auch die Studien bei einigen Objekten sogar in Hauptpunkten lückenhaft bleiben und ohne Frage werden bei Ausdehnung der Untersuchungen noch mancherlei Eigentümlichkeiten und Besonderheiten aufgedeckt werden. Wenn ich mich trotz dieser Lücken und Mängel zur Publikation entschließe, so geschieht es, weil ich mich genötigt sehe, diese Untersuchungen abzubrechen und weil die Mitteilung der beobachteten Tatsachen, sowie die sich anschließende Beleuchtung der Verhältnisse immerhin von einigem Nutzen für die Klärung der obwaltenden Verhältnisse sein dürften. Da ich aber bei der Behandlung des Themas immer wieder an meine früheren Arbeiten anknüpfen muß, so ist es nicht zu vermeiden, daß vieles wiederholt wird, was bereits in meiner 1907[3]) erschienenen Publikation, sowie in der auf unseren Gegenstand bezüglichen vorläufigen Mitteilung in einer 1911[4]) veröffentlichten Arbeit gesagt worden ist.

1) Eine vorläufige Mitteilung hierüber gab ich in meiner Arbeit: Der Einfluß von mechanischer Hemmung und Belastung auf die Schlafbewegungen 1911, p. 274.

2) R. Stoppel, Bericht d. Botanisch. Gesellsch. 1912, Generalversammlung p. (29).

3) Pfeffer, Unters. ü. d. Entstehung d. Schlafbewegungen 1907 (Band XXX d. Abhandl. d. math.-phys. Klasse d. Sächs. Gesellsch. d. Wissenschaft.)

4) Pfeffer, Der Einfluß von mechanischer Hemmung u. Belastung auf d. Schlafbewegungen 1911 (aus Bd. XXXII d. Abhandl. d. math.-phys. Klasse d. Sächs. Gesellsch. d. Wissenschaft.)

Kapitel II.

Methodisches.

Auch bei diesen Untersuchungen wurde wiederum die früher (1907, 1911) von mir angewandte automatische Registrierung benutzt, natürlich unter Anpassung an die vorliegenden Aufgaben und Verhältnisse.

Zu den Besonderheiten gehören die Versuche, bei denen das Bewegungsgelenk verdunkelt gehalten wurde, während die Lamina

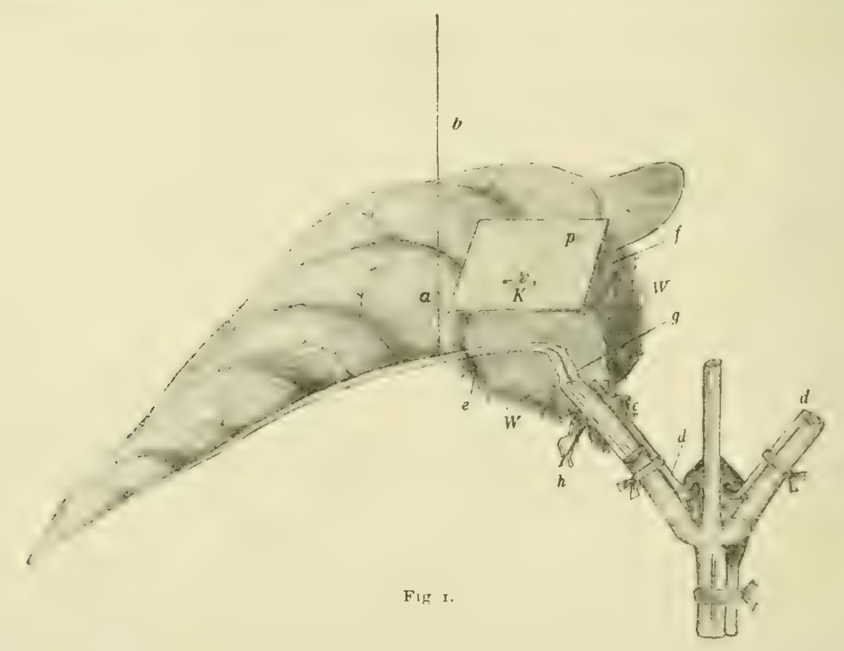


Fig. 1.

Phaseolus vitellinus. Von dem bandagierten Primärblatt ist nur die eine der beiden symmetrischen Hälften dargestellt, um die Umhüllung des Gelenks und der angrenzenden Partien zu zeigen. Etwa $^{2}/_{3}$ der natürlichen Größe.

des Blattes, sowie die übrigen Teile der Pflanze beleuchtet blieben. Um solches zu erreichen, wurde das Gelenk, nebst den angrenzenden Teilen, derartig locker mit schwarzer Watte umhüllt, daß es lichtdicht abgeschlossen war und dabei die Bewegungsfreiheit behielt (Fig. 1). Benutzt wurde dazu eine möglichst tief gefärbte,

schwarze Watte, die sukzessive derart um die in Frage kommenden Teile gelegt wurde, daß z. B. bei dem Primärblatt von Phaseolus die durch Fig. 1 gekennzeichnete Umhüllung des Gelenks *g*, sowie der angrenzenden Partien der Lamina und des Blattstiels zustande kam, durch die etwa 5 qcm (ca. $^1/_{12}$ der Lamina) dem Licht entzogen wurden. Nach dieser Umhüllung wurde mittelst einer Nadel in der Gegend von *e* (vgl. Fig. 1) ein dünner Faden so durch die Watte und um die Mittelrippe des Blattes geführt, daß nach vorsichtigem Anziehen der Schleife die Watte in dieser Region genügend gegen die Lamina gepreßt war. Eine derartige Anpressung wurde ferner in beiden Hälften der Lamina in der Gegend von *f*, sowie (in ähnlichem Abstand vom Gelenk) an einem oder an zwei Punkten zwischen *e* und *f* ausgeführt. Hierauf wurde der Anschluß der Watte an den Blattstiel durch eine bei *h* angebrachte Fadenschlinge hergestellt. Bei richtiger Ausführung dieser Bandagierung wird in der Tat ein sehr weitgehender Lichtabschluß erzielt, wie man erfährt, wenn man unterhalb der Watte Stückchen des in Wynnes Expositionsmesser benutzten Papiers bringt. Denn diese zeigten, nachdem die Pflanzen 2—3 Wochen in einem nach Nord gerichteten Gewächshaus verweilt hatten, höchstens eine ganz geringe Färbung, während sich das daneben dem Tageslicht exponierte Wynnepapier schon in 5—15 Sekunden sehr ansehnlich färbte.

Auf der Oberseite des Watteverbands wird in der aus Fig. 1 ersichtlichen Weise mittelst einer Fadenschleife *k* ein rechteckiges Papierstück *p* befestigt, das durch Unterschieben von schwarzer Watte in eine solche Lage gebracht wird, daß sich der zum Schreibhebel führende Faden *a*—*b* bei fortschreitender Senkung des Blattes der Papierkante anlegt, die etwa 1 cm von der Blattlamina absteht. Auf diese Weise wird also derselbe Vorteil erzielt, den sonst der entsprechend befestigte Glasfaden gewährt[1]) und zugleich verhütet, daß der zum Schreibhebel führende Faden die Watte berührt und an dieser haften bleibt. Um bei Beleuchtungsversuchen die Erwärmung tunlichst zu vermeiden, verwende ich ein durch Zusammenkleben von Schreibpapier und schwarzem Seidenpapier hergestelltes Papierstück, dessen weiße Seite nach außen gewendet wird.

Vor dem Bandagieren markiere ich durch einen neben der Mittelrippe angebrachten Nadelstich diejenige Stelle, an welcher

---

1) Vgl. Pfeffer, l. c. 1907, p. 267, 278.

später eine Fadenschleife *a* angebracht wird (vgl. Pfeffer l. c. 1907, p. 275), in die schließlich der zum Schreibhebel führende Faden *b* mittelst eines kleinen, aus feinem Blumendraht hergestellten Häkchens befestigt wird. Nach Fertigstellung dieser Bandagierung werden der Stengel an einem eingegipsten Glasstab und die Blattstiele an den an diesem Glasstab befindlichen Drahtarm gebunden.[1]) Darauf wird die Pflanze auf ein Stativ gebracht und in der üblichen Weise mit dem Schreibhebel verbunden.[2]) (Über die Bandagierung des Blattgelenks von Flemingia, sowie des Hauptgelenks am Blattstiel von Mimosa vgl. § 5 u. § 6.)

Bei richtiger Bandagierung wird, wie die schöne Schlaftätigkeit zeigt, der Widerstand der Wattehülle von den kräftigen und also mit ansehnlicher absoluter Energie arbeitenden Blattgelenken von Phaseolus gut überwunden.[3]) Das geschieht auch befriedigend bei Flemingia, wenn man große Blätter mit möglichst kräftigen Gelenken verwendet (vgl. § 5). Bei schwächeren Gelenken wird aber begreiflicherweise leicht eine störende Hemmung eintreten, die schon bei Mimosa Speggazzinii nur dann einigermaßen zu vermeiden ist, wenn man das tunlichst kräftige Hauptgelenk des Blattstiels mit einer nicht zu mächtigen, lockeren Wattehülle umgibt (vgl. § 6).

In jedem Falle empfiehlt es sich zunächst einige Tage im Tageswechsel zu beobachten und nur solche Objekte zu den Versuchen auszuwählen, bei denen die Schlafbewegungen mit ansehnlicher Amplitude und in der normalen Bewegungsebene ausgeführt werden. Die störenden Drehungen und Wendungen, die sich bei einzelnen Blättern einstellen, dürften übrigens zumeist nicht durch inäquale Hemmungen seitens der Wattehülle bedingt sein, da sie gelegentlich auch bei freien Blättern und zwar anscheinend besonders dann gefunden werden, wenn eine heliotropische Orientierung des Blattes ausgeschlossen ist.

Handelt es sich darum ein einzelnes Blatt von Phaseolus oder Flemingia ganz zu verdunkeln, so wird zunächst das Gelenk nebst der nächsten Umgebung (jedoch mit Weglassung des aufgelegten Papierstücks *p* Fig. 1) bandagiert und dann die Lamina mit einer

1) Siehe Pfeffer, l. c. 1907, p. 270 u. Fig. 2 auf S. 267; l. c. 1911, p. 266. Vgl. auch diese Arbeit Fig. 1 (p. 6) wo der Drahtarm mit d bezeichnet ist.

2) Vgl. Pfeffer, l. c. 1907, Fig. 1 p. 265 und Fig. 5 p. 275.

3) Vgl. Pfeffer, l. c. 1911, p. 252.

an die Watte sich anschließenden Hülle aus schwarzem Papier umgeben. Dazu verwende ich dünnes aber möglichst schwarzes Seidenpapier, das ich zudem noch auf einer Seite mit flüssiger Tusche bestreiche. Dann werden 2–3 Lagen des getrockneten Papiers mit Kleister übereinandergeklebt[1]) und durch Pressen geglättet. Hierauf schneidet man zwei Stücke so zurecht, daß sie Oberseite und Unterseite der Lamina decken und etwa 15 mm über den Blattrand hervorstehen. Nachdem man den überstehenden Teil an einer Seite zusammengeklebt hat, schiebt man das Ganze über die Lamina und klebt nun auch die übrigen Ränder so zusammen, daß eine Tasche um die Lamina gebildet wird, von der die Flügel der Herzbucht zuvor entfernt wurden. Dabei ist durch entsprechendes, zuvoriges Zurechtschneiden dafür zu sorgen, daß das Papier auf der Ober- und Unterseite des Blattes der Watte aufliegt. Zwischen diese Bandage und das Papier wird dann Watte so eingeführt, daß ein lichtdichter Abschluß erreicht wird.

Die zur Befestigung des Schreibfadens dienende Fadenschleife (a Fig. 1) wird in diesem Fall in ein Papierstreifchen eingeführt und durch Aufkleben dieses auf die Tasche aus Seidenpapier in dem gewünschten Abstand von dem Gelenk befestigt. Zwischen diesem und der Fadenschleife wird dann noch eine aus Seidenpapier gebildete hohle Rolle so angebracht, daß sich dieser der Schreibfaden anlegt, wenn sich das Blatt etwa 45 Grad unter die Horizontale bewegt hat (vgl. p. 7).

Da die Bewegungstätigkeit durch die partielle Entfernung der Lamina nicht beeinträchtigt wird, so empfiehlt es sich die Lamina durch Wegschneiden des Spitzenteils um etwa $^1/_3$ zu kürzen. Infolge dieser Erleichterung wird das statische Moment, durch welches das Gelenk normalerweise in Anspruch genommen ist, häufig nicht einmal um die Hälfte erhöht und höchstens einmal verdoppelt. Das ist aber für den Bewegungsgang des Blattes von Phaseolus und Flemingia ohne Bedeutung.[2]) Übrigens kann man diese gesteigerte Inanspruchnahme dadurch abschwächen oder ausgleichen, daß man durch entsprechende Belastung des langen Arms des

1) Der Stärkekleister (vgl. Pfeffer, l. c. 1911, p. 169 Anmerk.) darf in diesem Falle nicht mit Thymol versetzt werden. Doch kann man den Stärkekleister lange Zeit konservieren, wenn man ihn mit etwas Aether begießt und unter einer luftdicht schließenden Glocke aufbewahrt.

2) Pfeffer, l. c. 1911, p. 248.

Schreibzeigers dem zum Blatte führenden Faden eine stärkere Spannung gibt.[1])

Obgleich in dieser Arbeit die Versuche mit umhüllter Lamina mehr nebenbei behandelt werden, schien mir es doch geboten, die Versuchsmethodik kurz mitzuteilen. Bemerkt sei noch, daß schon bei einer doppelten Lage von schwarzem Papier der Lichtabschluß so weitgehend ist, daß das zwischen Papier und Lamina befindliche Wynnepapier in einem Nordhaus erst nach einigen Tagen ein wenig gefärbt wird und daß man die Schwärzung nahezu ganz vermeiden kann, wenn man den Lichtzutritt zum Blatt durch geeignete Umstellung mit schwarzen Karton herabdrückt. Da die ganz umhüllten Blätter öfters erhebliche Drehungen usw. ausführen, ist es in erhöhtem Grade geboten in der p. 8 erwähnten Weise zu verfahren. — Natürlich läßt sich durch entsprechendes Bandagieren auch erzielen, daß nur die Lamina verdunkelt, das Gelenk aber frei und beleuchtet ist.

Die Verbindung der Versuchsobjekte mit der als Schreibhebel dienenden Glaskapillare, sowie die Montierung und die Aufstellung zum Zwecke des Registrierens, wurden bei den schon genannten Objekten und bei den Blättchen von Albizzia in der früher beschriebenen Weise ausgeführt.[2]) Auch wurde bei der Registrierung der Bewegungen eines Perigonzipfels von Tulipa ebenso verfahren wie früher.[3]) Da aber damals mit dieser Blüte nur nebenbei gearbeitet und die Methodik nur angedeutet wurde, so soll diese durch Fig. 2 und einige Worte erläutert werden.

Wie die Fig. 2 zeigt, ist der an einem Perigonzipfel *a* befestigte Faden *b* so über die Rolle *c* geführt, daß er senkrecht an den in der üblichen Weise aufgehängten Schreibhebel *d* angreift. Die angewandte Rolle war so leicht beweglich, daß ihr Trägheitsmoment schon überwunden wurde, wenn ein über sie geführter Faden einseitig mit 0,02 g belastet wurde. Eine Überlastung des langen Arms des Schreibhebels *d* mit 5—7 cgr. (vgl. l. c. 1907, p. 266) war deshalb ausreichend, um den Faden *b* genügend und doch so

---

1) Pfeffer, l. c. 1911, p. 179 und 1907, p. 265 Fig. 1. — Natürlich kann man andererseits die benachteiligende Wirkung der Fadenspannung dadurch teilweise oder ganz aufheben, daß man am Blatt ein entsprechendes Gewicht anbringt. In dieser Weise ist es möglich auch bei schwachen Organen die Bewegungen zu registrieren.

2) Pfeffer, l. c. 1907, p. 265, 275, 268, 279 usw.; l. c. 1911, p. 166.

3) Pfeffer, l. c. 1907, p. 287.

zu spannen, daß sein Zug keinen merklichen Einfluß auf die Bewegungstätigkeit des Perigonzipfels ausübte. Die Befestigung des Fadens *b* geschah in der Weise, daß in dem gewünschten Abstand von der Basis und senkrecht gegen die Längsachse des Perigonzipfels eine feine Glaskapillare derart eingestochen wurde, daß sie

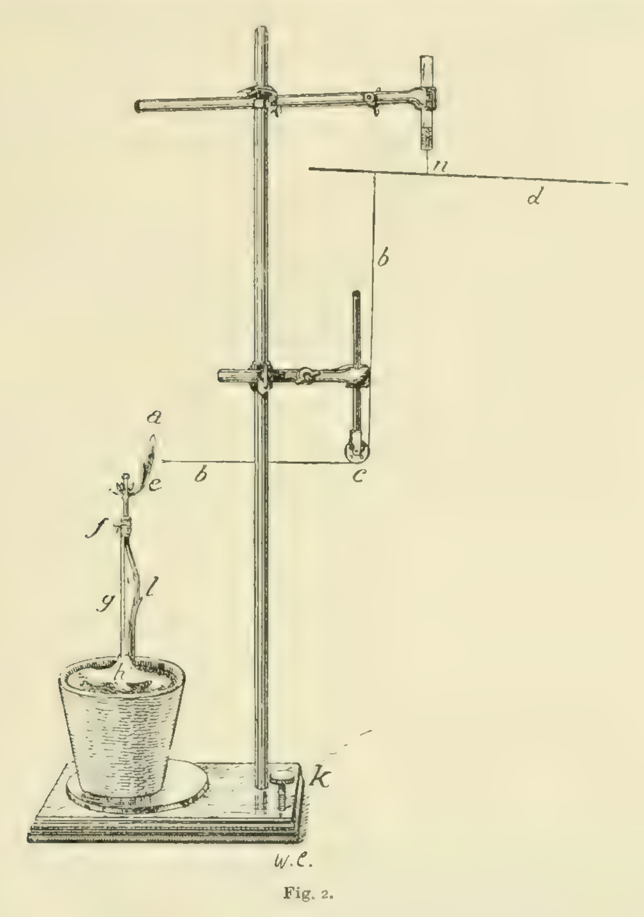


Fig. 2.

Tulipa Gesneriana. *n* Aufhänge- und Drehpunkt des Schreibhebels *d*, *k* Stellschraube. Die übrigen Erklärungen finden sich im Text.

in der Mittelzone des Perigons nach Innen schaute und ihre beiden Enden, 4—6 mm von der Mittelrippe entfernt, auf die Dorsalseite des Perigons traten. Um diese Enden wurde dann eine genügend lange Fadenschleife so gelegt, daß beim Anziehen dieser ein gleichschenkliges Dreieck (bei *e*) entstand an dessen Spitze der Schreibfaden *b* mittelst eines Häkchens aus feinem Blumendraht befestigt wurde.[1])

1) Über die Behandlung des Fadens vgl. auch Pfeffer, l. c. 1907, p. 169.

Der Blütenschaft wird, nachdem die Laubblätter ganz oder teilweise entfernt sind, auf eine Strecke von 10—15 mm an das obere Ende eines mittelst Gipsguß (*h*) fixierten Glasstabs (bei *f*) mit Gips oder durch Binden mit Bast festgelegt. In diesem Falle wurden Blütenschaft und Glasstab zuvor mit etwas Watte umwickelt, während im ersten Fall einige Tröpfchen Siegellack an dem Glasstab angebracht wurden, um das Abgleiten des Gipses zu verhindern.[1]) Auf die Verhältnisse, welche sich bei der Registrierung aus der Verschiebung durch die Wachstumstätigkeit ergeben, werden wir in § 1 zu sprechen kommen.

Zum Registrieren dienten dieselben Apparate wie in früheren Versuchen, bei denen die Trommeln so gewählt waren, daß die Papierfläche überall mit derselben Schnelligkeit bewegt wird und demgemäß in allen Fällen die Zeitordinaten der Kurven denselben Abstand haben.[2])

Da bei mäßigen Ausschlägen das Schreiben auf eine Zylinderfläche keine nennenswerten Fehler bedingt, die Benutzung einer einfachen Trommel aber bei manchen Versuchen Vorteile gewährt, so sah ich mich nicht veranlaßt zu Apparaten überzugehen, die z. B. unter Verwendung der bekannten HERINGschen Schleife, das Registrieren auf eine ebene Fläche gestatten.[3]) Diese Schleife, die in der Tat bei großen Ausschlägen vorzuziehen ist, kam in den neuerdings von STOPPEL[4]) benutzten Apparaten zur Verwendung. Übrigens kann man die bei Benutzung einer Zylinderfläche sich ergebenden Abweichungen annähernd übersehen, wenn man zwei Kurvenstücke aufeinanderlegt, von denen das eine mit dem Radius 180 mm auf die benutzte Zylinderfläche, das andere mit demselben Radius auf eine ebene Fläche ausgezogen wurden.[5]) Ohnehin wird

1) PFEFFER, l. c. 1911, p. 166.

2) PFEFFER, l. c. 1911, p. 169.

3) Vgl. PFEFFER, l. c. 1907, p. 283.

4) R. STOPPEL, Bericht d. Botan. Gesellschaft 1912, Generalversammlung p. (29). — Das in der Tierphysiologie vielfach benutzte Schreiben auf eine bewegte Platte wurde mehrfach von BOSE (Researches on irritability of plants 1913, p. 17) angewendet.

5) Vgl. PFEFFER, l. c. 1907, p. 282. — Wenn die Spitze des horizontal stehenden Schreibarmes von 180 mm Länge einen Ausschlag von 50 mm ausführt, beträgt die Abweichung etwa $^1/_4$ mm, erreicht aber ca 1 mm, wenn der Ausschlag auf 90 mm steigt. Näheres in der von mir 1907 p. 282 zitierten Literatur, sowie bei TIGERSTEDT, Handbuch d. physiologisch. Methodik 1911, Bd. II, Abt. 3, p. 111. — Ähnliche Fehler können übrigens bei der von mir benutzten Aufhängung des Schreib-

man, wenn es sich für die Kurvenpunkte um eine genauere Zeitbestimmung handelt, zur Benutzung einer schneller bewegten Schreibfläche übergehen.[1]) Für unsere Zwecke reicht indes die angewandte Bewegungsschnelligkeit der Schreibfläche aus, die sogar den Vorteil gewährt, daß der Kurvenverlauf der aufeinanderfolgenden Tage uns übersichtlicher entgegentritt.

Im übrigen habe ich die Vorteile und Nachteile der von mir angewandten Methodik an anderer Stelle genügend beleuchtet.[2]) Dabei ist auch darauf hingewiesen, daß in unserem Falle die so einfache Fadenaufhängung des Schreibhebels bei langsamen Bewegungen im allgemeinen nur Vorteile gegenüber einem festen Lager gewährt, das übrigens so herstellbar ist, daß auch die mit geringer Energie ausgeführten Bewegungen registriert werden können, wie das besonders die Untersuchungen von BOSE[3]) zeigen. Dieser hat neuerdings, um die aus der Friktion der Schreibspitze entspringenden Fehler aufzuheben, eine automatisch wirkende elektromagnetische Einrichtung verwandt, durch welche die Schreibspitze intermittierend abgehoben wird, so daß eine Punktreihe geschrieben wird.[4])

Bei den Versuchen in künstlichem Licht kamen an Stelle der früher (l. c. 1907, p. 299) benutzten Tantallampen (abgesehen von fünfkerzigen Kohlenfadenlampen) von 1911 ab Wolframlampen in Anwendung.[5]) Dabei wurden die Pflanzen entweder zwischen zwei mit Wasser gefüllten, vertikal stehenden Küvetten oder unter einem

hebels dadurch entstehen, daß bei zu starker Friktion (insbesondere bei zu ansehnlicher Berußung des Papiers) die Schreibspitze etwas mit fortgezogen wird.

1) Vgl. PFEFFER, l. c. 1907 p. 320 und Fig. 16.

2) PFEFFER, l. c. 1907 und 1911. — Nach diesem Prinzip wurden neuerdings u. a. Schlafbewegungen auch registriert von E. B. ULRICH, Contribut. from the Botanical Laboratory of the University of Pennsylvania 1911, Bd. 3, p. 217

3) BOSE, Plant response 1906 und Researches on irritability of plants 1913.

4) BOSE, l. c. 1913, p. 11; Philosophical transactions 1913, Bd. 204, p. 63; Annals of Botany 1913, Bd. 27 p. 759. — Über photographische Registrierungen vgl. PFEFFER, l. c. 1907, p. 286, sowie GARTEN, im Handbuch d. physiolog. Methodik 1911, Bd. 1, Abt. 1, p. 65.

5) Über die Zusammensetzung des Lichts verschiedener Lichtquellen siehe PFEFFER, l. c. 1907, p. 297 sowie E. MORRIS, Beibl. z. d. Annal. d. Physik u. Chemie 1908, Bd. 32, p. 441; TIGERSTEDT, Handbuch d. physiol. Methodik 1909, Bd. III, Abt. 2, p. 8; KLEBS, Über das Treiben d. einheimischen Bäume, Abhandlg. d. Heidelberger Akadem. III Abhdlg. 1914, p. 59. Bei KLEBS (l. c. p. 6) ist auch ein elektrisch beleuchteter Versuchsraum beschrieben.

mit Wasser gefüllten Bassin aufgestellt, dessen Boden eine Spiegelscheibe bildete (vgl. l. c. p. 288, 293). Dieses Bassin war etwas größer als das früher verwandte, es war nämlich 41 cm lang, 23,5 cm breit, 12 cm tief, (so daß die Strahlen durch eine 9—10 cm dicke Wasserschicht zur Pflanze gelangten) und konnte vermittelst der ausziehbaren Füße so gestellt werden, daß sich der Abstand zwischen der Bodenscheibe und dem Experimentiertisch von 40 bis zu 76 cm verändern ließ. An Stelle der in Fig. 9, l. c. 1907, p. 293 abgebildeten Quecksilberlampe wurden 1—4 Glühlampen unter den reflektierenden Schirm gebracht. Sowohl in diesem Bassin, als auch in den Küvetten wurde die Erwärmung des eingefüllten Wassers in der früheren Weise durch eine Kühlschlange vermieden (l. c. 1907, p. 292)[1]).

Um bei Verwendung des Bassins dem das Versuchsblatt und den Schreibhebel verbindenden Faden eine genügende Länge geben zu können, wird man öfters den Aufhängepunkt des Fadens möglichst nahe unter die Spiegelscheibe legen müssen. Es läßt sich das bequem erreichen, indem man den Aufhängefaden um eine Stricknadel bindet, die mit Siegellack in einen der beiden zueinander rechtwinklig stehen Schenkel eines Messingrohres eingekittet ist. Den anderen Schenkel befestigt man mittelst einer Doppelmuffe so an das auch die Pflanze tragende Stativ, daß die Stricknadel parallel zur Spiegelscheibe zu stehen kommt. Bei Anwendung der geeigneten Dimensionen ist es dann leicht durch die Veränderung des Fixierpunkts des Messingrohrs und des Aufhängepunkts des Schreibfadens an der Stricknadel, sowie durch Hebung und Drehung der Doppelmuffe den Schreibhebel in die gewünschte Lage zu bringen.

Der Wechsel der Beleuchtung wurde in der früher (1907, p. 295) geschilderten Weise, und wenn nichts anderes bemerkt ist, im Laufe von 1—2 Minuten vollbracht. Dabei wurden die meisten Versuche wie früher, in dem im Kellergeschoß befindlichen Zimmer ausgeführt, das mit einem Ventilationsgasofen erwärmt wurde und dessen Tempertaur nur sehr wenig schwankte. Nur bei einer geringen Zahl von Versuchen wurde das große Dunkelzimmer des

1) Pfeffer, l. c. 1907, p. 292. — Eine ständige Erneuerung des Kühlwassers vermittelst eines durchlaufenden Wasserstrahls, wie es bei R. Stoppel (Zeitschr. f. Botanik 1910, Bd. 2, p. 379) geschah, ist in Leipzig nicht anwendbar, weil das Leitungswasser leicht durch Absatz von Eisenoxyd getrübt wird.

Instituts benutzt, das ebenfalls sehr günstige Bedingungen bot.[1]) Handelte es sich darum Temperaturschwankungen zu erzielen, so geschah das ebenfalls in der früher (1907, p. 291) beschriebenen Weise. Zu den Versuchen im Tageslicht diente in fast allen Fällen das der Nordseite des Instituts angebaute Gewächshäuschen (1907, p. 303).

Die Kurven werden, ebenso wie früher (1907, p. 276, 310; 1911, p. 184) in der Art wiedergegeben, daß die Beleuchtungszeit durch hellen, die Verdunklungszeit durch dunklen Grund markiert wird.

1) Pfeffer, l. c. 1907, p. 291. Daß in beiden Zimmern eine gute Luft vorhanden war wurde öfters durch das Verhalten der Keimpflanzen von Vicia sativa kontrolliert (vgl. auch 1907, p. 291). Es war übrigens eine Einrichtung für Zufuhr von Luft aus dem Freien angebracht.

Kapitel III.

Die Versuchsresultate.

§ 1. Versuche mit den Blüten von Tulipa und Crocus.

Wir wenden uns zunächst zu den Blüten von Tulipa und Crocus, die nur in geringerem Grade photonastisch, aber schnell und sehr ansehnlich thermonastisch reagieren. Infolgedessen hat eine Erhöhung der Temperatur zur Folge, daß die Perigonblätter eine Öffnungsbewegung ausführen, an die sich unmittelbar eine rückläufige Bewegung anschließt, die aber schließlich nicht die Ausgangslage herstellt, weil die Perigonblätter für einen jeden konstanten höheren Temperaturgrad eine weiter geöffnete Gleichgewichtslage annehmen (vgl. § 8). Analog veranlaßt die Erniedrigung der Temperatur eine geschlossenere Gleichgewichtslage, welche aber erst durch die rückläufige Bewegung erreicht wird, die sich an die über das Endziel hinausgehende Schließungsbewegung anschließt. Dieser Verlauf kann sich natürlich nur dann ungestört abspielen, wenn eine Aneinanderpressung dadurch vermieden ist, daß alle Perigonblätter bis auf eines entfernt sind. Übrigens ergibt sich aus dem Gesagten unmittelbar, daß die Blüten bei genügend niedriger konstanter Temperatur ihren ganzen Entwicklungszyklus durchlaufen können, ohne sich zu öffnen.[1])

1) Pfeffer, Pflanzenphysiol. II. Aufl. Bd. 2, p. 477, 495 (ebenda eine Figur von Crocus); Physiologische Untersuch. 1873, p. 181; Period. Bewegungen 1875, p. 134, 171; Untersuch. üb. d. Entstehung d. Schlafbewegungen 1907, p. 406. Siehe auch diese Arbeit § 8. Die transitorische Oszillation, sowie die Verschiebung der Gleichgewichtslage beim Übertragen in eine andere konstante Temperatur wurden von mir schon nachdrücklich in den Periodischen Bewegungen 1875 hervorgehoben. Es ist deshalb irrig wenn Jost (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 31, p. 352) und Stoppel (Zeitschrift f. Bot. 1910, Bd. 2, p. 446, 407) angeben, daß ich die mit der Reaktion verknüpfte rückläufige Bewegung übersehen oder falsch aufgefaßt habe. Dabei begehen diese Autoren den Fehler auf meine Mitteilungen, daß vielleicht mit Überschreitung eines gewissen Temperaturgrades ein Umschwung der Bewegung eintritt, Bezug zu nehmen. Denn hierbei handelt es sich doch ganz allein um die auch heute noch nicht erledigte Frage, ob bei Überführung in einen höheren

Außerdem stellte ich früher (l. c. 1873, 1875) fest, daß die Perigonblätter dieser Blüten bei Konstanz der Außenbedingungen nur geringfüge kurzperiodische Bewegungen ausführen und beobachtete fernerhin (l. c. 1907, 435) bei einigen Registrierungen, daß bei Tulipa, wenn überhaupt, nur geringe tagesperiodische Nachschwingungen zustande kommen. Diese Beobachtungen werden durch die hier mitzuteilenden Untersuchungen bestätigt, aus denen sich zugleich ergibt, daß sich unter allen in Betracht kommenden Bedingungen eine autonome tagesperiodische Bewegungstätigkeit nicht einstellt.

Diese Untersuchungen wurden hauptsächlich mit den Blüten von Tulipa Gesneriana ausgeführt und zwar mit der rotblühenden Form Duc van Toll, die ausgezeichnet und sehr ausgiebig thermonastisch reagiert. Neben Messungen, bei denen ich den Abstand der Spitze zweier opponierter Perigonzipfel kontrollierte, wurden die Bewegungen bei einer ziemlichen Anzahl von Blüten nach der p. 10 angegebenen Methode registriert. Dabei wurde einer der Perigonzipfel des äußeren Blattkreises mit dem zum Schreibhebel führenden Faden verkettet und teilweise mit intakten Blüten, teilweise mit solchen gearbeitet, bei denen die übrigen fünf Perigonzipfel entfernt worden waren (vgl. Fig. 2, p. 11).

Der Gang des Schreibhebels wird aber nicht nur durch die Krümmungsbewegungen des Perigons, sondern auch dadurch bestimmt, daß sich während der Versuchszeit das zwischen der Basis des Perigonblattes und der Anheftungsstelle des Fadens *b* (Fig. 2) liegende Stück im Laufe von 5—7 Tagen um 10—18 mm verlängert und daß sich der gleichfalls wachsende Blütenschaft *l*, je nach der Fixierung bei *f*, entweder nur wenig oder auch bis zu 16 mm über das Ende des Glasstabs *g* hervorschiebt. Da hierdurch die Lage des zwischen *c* und *e* gelegenen Stückes des Fadens *b* verändert wird, so wurde dieses 150—180 mm lange Fadenstück zumeist bei Beginn des Versuchs 5—10 Grad abwärts geneigt, so daß es weiterhin die Horizontallage passierte und dann von dieser

konstanten Temperaturgrad schließlich eine mehr geschlossene Gleichgewichtslage angenommen und eine dementsprechende Bewegung veranlaßt wird. (Vgl. Pfeffer, l. c. 1873, p. 190, Pflanzenphysiol. II. Aufl. Bd. 2, p. 497.) Daß übrigens die Realisierung der angestrebten Bewegung zur Auslösung der zur rückläufigen Bewegung führenden Prozesse nicht nötig ist, wurde gegenüber Stoppel von mir schon früher betont. (Pfeffer, l. c. 1911, p. 287, 206. Vgl. auch Pflanzenphysiol II. Aufl. Bd. 2, p. 516.)

mehr und mehr aufwärts abgelenkt wurde. Infolgedessen würde also, wenn das Perigon keine Krümmungsbewegung ausführte, eine Kurve geschrieben, die zunächst absteigt und weiterhin aufsteigt. Die reale Kurve ergibt sich somit als Resultante aus diesen Vorgängen und den Krümmungsbewegungen des Perigons. Wenn sich dieses mit der Zeit mehr und mehr öffnet und dadurch eine Senkung der Schreibspitze verursacht, so kann es dahin kommen, daß die durch die anderen genannten Faktoren bedingte Hebung der Kurve kompensiert oder überkompensiert wird.

Das durch das Höherrücken des Fadenanheftungspunktes *e* bedingte, allmählich und bestimmt gerichtete Fallen oder Steigen der Schreibspitze verhindert aber nicht, daß alle in einem tagesperiodischen oder kürzerem Tempo ausgeführten Krümmungsbewegungen des Perigons scharf in der Kurve hervortreten. Natürlich fällt der Ausschlag für die gleiche Winkelbewegung des Perigons um so geringer aus, je mehr dieses mit der zunehmenden Öffnung der Blüte von der Vertikalen abgelenkt ist. Da sich aber die Blüten bei mäßiger konstanter Temperatur erst vor dem Abblühen weitgehend öffnen, so weicht die Angriffsrichtung des Fadens *b* in der Hauptversuchszeit nicht allzusehr von einem rechten Winkel ab und es werden deshalb in dieser Phase die etwaigen kleinen Bewegungen des Perigonblattes unter sehr günstigen Bedingungen registriert.

Ist z. B., wie es bei Beginn des Versuchs zumeist annähernd der Fall war, das Perigonblatt 50 mm lang und beträgt der Abstand zwischen der Fadenanheftung *e* (Fig. 2, p. 11) und der Basis des Perigonblattes 30 mm, wird ferner die Bewegung vierfach vergrößert aufgeschrieben, so wird in der Kurve schon eine Winkelbewegung des Perigons von 2 oder auch 1 Grad bemerklich werden. Die allmähliche Verlängerung der von nun ab fast allein noch wachsenden, unterhalb des Anheftungspunkts *e* gelegenen Zone auf etwa 40—80 mm, hat zudem zur Folge, daß für die gleiche Winkelbewegung des Perigonblatts ein größerer Ausschlag der Schreibspitze erfolgt. Somit werden die Bewegungen beim Registrieren im allgemeinen wohl genauer kontrolliert, als durch die Messung des Abstands zweier opponierter Perigonspitzen mittelst Zirkel. Denn die Bedingungen für die genaue Wiedergabe der Bewegungen sind auch deshalb günstig, weil dieselben exakt in einer Ebene ausgeführt werden und weil außerdem der etwa über den Glasstab hervorwachsende Spitzenteil des Blütenschafts keine merk-

lichen Seitenbewegungen vollbringt, wie das auch eine direkte Prüfung ergab. Solche Ablenkungen kommen also bei guter Bandagierung auch nicht durch die zwangsweisen Ausbiegungen zu Stande, die der unterhalb der fixierten Spitze befindliche Teil des Blütenschafts durch sein Wachstum erfährt.

Die benutzten Pflanzen wurden aus Zwiebeln gezogen, die im Herbst in Töpfe gepflanzt waren und so behandelt wurden, daß geeignetes Versuchsmaterial von Ende Dezember bis Ende März zur Verfügung stand. Die Pflanzen wurden zumeist im täglichen Beleuchtungswechsel gehalten und nach der gewünschten Entwicklung der Blüte in das konstant temperierte entweder verdunkelte oder dauernd beleuchtete Versuchszimmer gebracht, nachdem sie nötigenfalls zuvor während 8—24 Stunden in einem kühleren oder wärmeren Zimmer verweilt hatten, um bei der Übertragung eine thermonastische Bewegung durch Erhöhung oder Erniedrigung der Temperatur hervorzurufen. Da die Objekte sich fertig montiert auf dem zu verstellenden Stativ befanden, so konnte die Anlegung der Schreibspitze an die Trommel so schnell erfolgen, daß die ausgelöste Bewegung fast von Beginn ab registriert wurde. Außerdem wurden aber auch Blüten benutzt, die sich bei konstanter Temperatur im Dunkeln oder in Dauerbeleuchtung aus ganz jungen Knospen entwickelt hatten.[1])

Die Bandagierung wurde gewöhnlich ausgeführt, wenn die Blüte eben die Öffnungsfähigkeit erreicht hatte. Der Glasfaden (p. 11) wurde dann so eingestochen, daß die Entfernung zwischen dem Anheftungspunkt *e* des Fadens *b* (Fig. 2) und der Basis des Perigonzipfels etwa 30 mm betrug. Wenn hiernach der Versuch bald beginnt und bei 15—20° C durchgeführt wird, so ist die Blüte noch stark thermonastisch, nachdem die Bewegungen während 5—7 Tagen registriert worden sind.

Bei den ziemlich zahlreichen, unter verschiedenen Bedingungen ausgeführten Versuchen, wurde nie eine Andeutung einer autonomen tagesperiodischen Bewegungstätigkeit gefunden. In der Regel wurde nach einer thermonastischen Reaktion die dem neuen konstanten Temperaturgrad entsprechende Gleichgewichtslage ziemlich schnell und ohne auffällige Übergangsoszillationen erreicht (vgl. § 8),

1) Daß sich die Blüten von Tulipa Gesneriana im Dunkeln, abgesehen von der Überverlängerung des Blütenschafts, schön und anscheinend normal entwickeln, wurde schon von Sachs festgestellt (Botanische Zeitung 1863, Beilage p. 14,19).

so daß zumeist nicht von wesentlichen Nachschwingungsbewegungen der Tagesperiode die Rede sein kann (Fig. 3, 4). Jedoch läßt sich ein solches tagesperiodisches Nachschwingen aus der

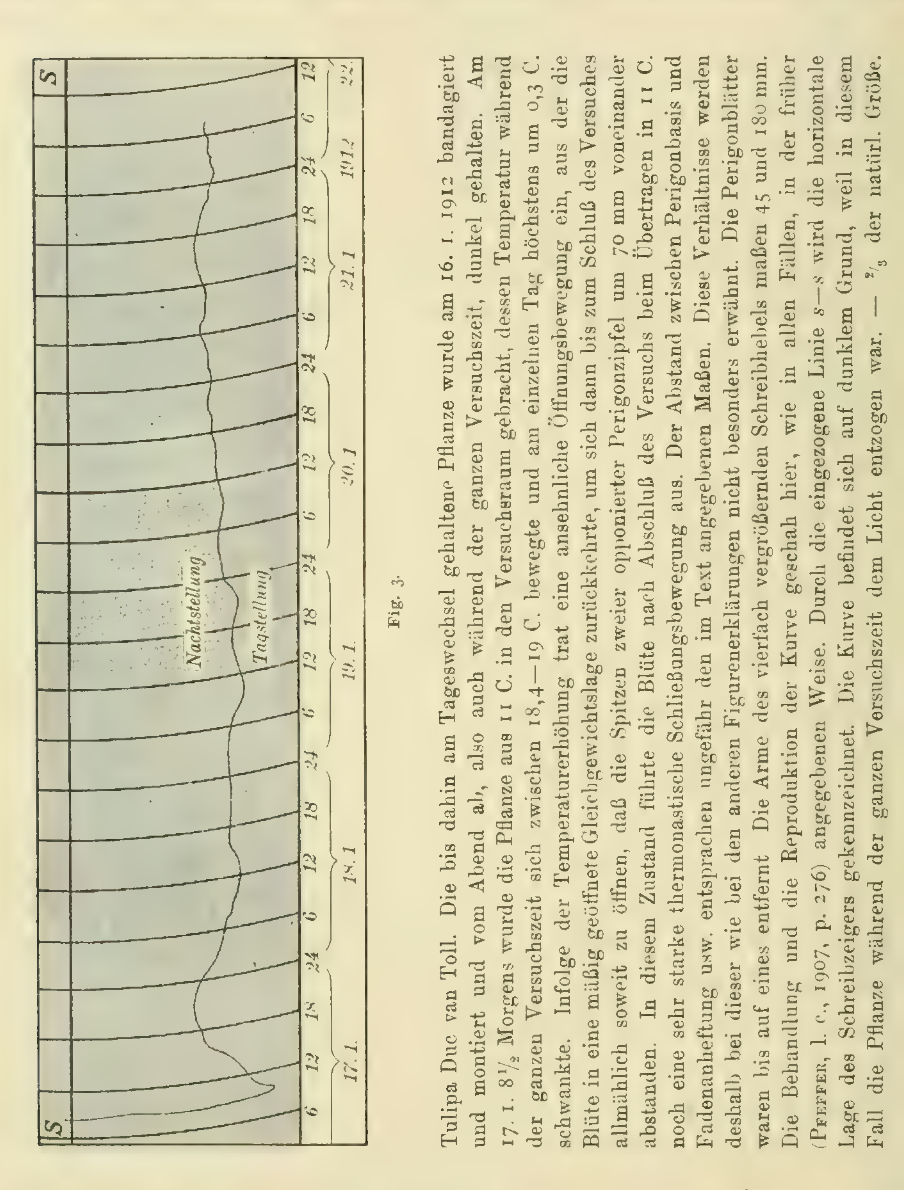


Fig. 3.

Tulipa Duc van Toll. Die bis dahin am Tageswechsel gehaltene Pflanze wurde am 16. 1. 1912 bandagiert und montiert und vom Abend ab, also auch während der ganzen Versuchszeit, dunkel gehalten. Am 17. 1. $8^1/_2$ Morgens wurde die Pflanze aus 11 C. in den Versuchsraum gebracht, dessen Temperatur während der ganzen Versuchszeit sich zwischen 18,4—19 C. bewegte und am einzelnen Tag höchstens um 0,3 C. schwankte. Infolge der Temperaturerhöhung trat eine ansehnliche Öffnungsbewegung ein, aus der die Blüte in eine mäßig geöffnete Gleichgewichtslage zurückkehrte, um sich dann bis zum Schluß des Versuches allmählich soweit zu öffnen, daß die Spitzen zweier opponierter Perigonzipfel um 70 mm voneinander abstanden. In diesem Zustand führte die Blüte nach Abschluß des Versuchs beim Übertragen in 11 C. noch eine sehr starke thermonastische Schließungsbewegung aus. Der Abstand zwischen Perigonbasis und Fadenanheftung usw. entsprachen ungefähr den im Text angegebenen Maßen. Diese Verhältnisse werden deshalb bei dieser wie bei den anderen Figurenerklärungen nicht besonders erwähnt. Die Perigonblätter waren bis auf eines entfernt Die Arme des vierfach vergrößernden Schreibhebels maßen 45 und 180 mm. Die Behandlung und die Reproduktion der Kurve geschah hier, wie in allen Fällen, in der früher (PFEFFER, l. c., 1907, p. 276) angegebenen Weise. Durch die eingezogene Linie s—s wird die horizontale Lage des Schreibzeigers gekennzeichnet. Die Kurve befindet sich auf dunklem Grund, weil in diesem Fall die Pflanze während der ganzen Versuchszeit dem Licht entzogen war. — $^2/_3$ der natürl. Größe.

Fig. 5 sowie aus Fig. 36 bei PFEFFER l. c. 1907, p. 435 für den ersten und allenfalls andeutungsweise auch für den folgenden Tag herauslesen. Von da ab sind dann, ebenso wie nach den Ausgleichsoszillationen in den anderen Kurven, nur kurzperiodische Bewegungen und zwar in einem geringen oder verschwindenden Grade zu erkennen.

Derartige Resultate wurden sowohl mit Pflanzen erhalten, die sich im Tageswechsel entwickelt hatten, als auch mit Blüten, die bei konstanter Temperatur im Dunkeln oder in Dauerbeleuchtung

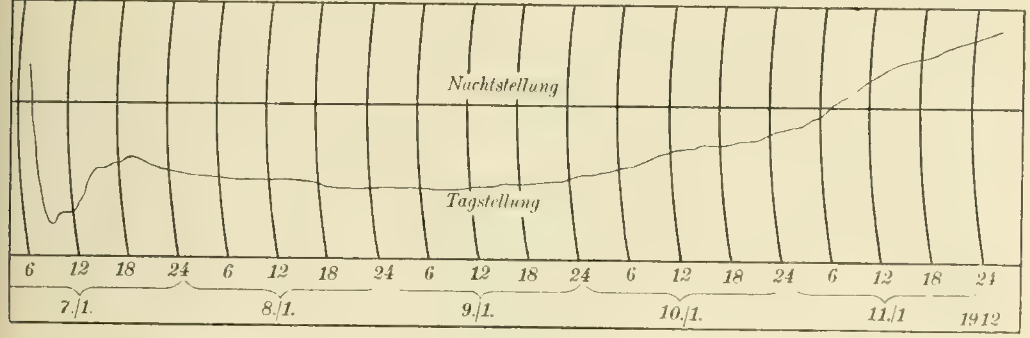


Fig. 4.

Tulipa Duc van Toll. Intakte Blüte. Nach der bei Fig. 3 angegebenen Vorbehandlung wurde die Pflanze am 7. 1. aus Dunkelheit und 10 C. in das Versuchszimmer zwischen 2 Küvetten gebracht und dauernd mit 4 Stück 32 kerzigen Wolframlampen beleuchtet. Die Temperatur hielt sich zwischen 18,8—19,5 C. und die täglichen Schwankungen erreichten nicht 0,3 C. Schreibhebel 45 : 180 mm. $^2/_3$ der natürl. Größe.

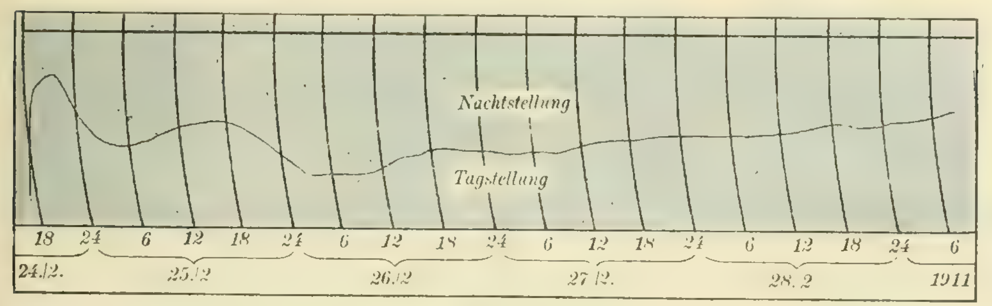


Fig. 5.

Tulipa Duc van Toll. Nur der registrierte Perigonzipfel war vorhanden. Die im Tageswechsel erwachsene Pflanze wurde am 24. 2. von 8 Morgens ab allmählich bis auf 20 C. erwärmt und gegen $5^3/_4$ Nachmittags in das Versuchszimmer gebracht, in dem die Temperatur 15,0—15,8 C. betrug und im Verlauf eines Tages höchstens um 0,3 C. schwankte. Die Pflanze befand sich im Versuchszimmer dauernd in ganz schwacher Beleuchtung, die eben ausreichte, um Ablesungen machen zu können. Bei der Darstellung der Kurven ist deshalb in diesen und anderen Fällen so verfahren, als ob Dunkelheit herrschte (vgl. Fig. 3). Die schwache Beleuchtung wurde durch eine 16 kerzige Lampe hergestellt, die in einem entfernten Teil des Zimmers so hinter einem Schirm stand, daß nur von der Zimmerdecke und den angrenzenden Seitenwänden reflektiertes Licht zu der Pflanze gelangte. Schreibhebel 60 : 180 mm. $^2/_3$ der natürl. Größe.

zur Entfaltung gekommen waren. Im erstgenannten Fall wurde die Übertragung in den Versuchsraum in der Regel so ausgeführt, daß die im tagesperiodischen Gang angestrebte und die durch die Erhöhung oder die Erniedrigung der Temperatur ausgelöste Bewegung gleichsinnig zusammenwirkten, gleichviel ob durch eine

erhebliche oder schwache Temperaturänderung eine ansehnliche oder eine geringe thermonastische Reaktion verursacht wurde. Übrigens kam ein entsprechendes Resultat auch heraus, als Blüten nach kurzperiodischen thermonastischen Bewegungen in konstanter Temperatur gehalten wurden (Fig. 6).

Bei Kultur in konstanter Temperatur (im Dauerlicht oder im Dunkeln) schreitet nach dem Entfalten der Knospe die Öffnungsweite der Blüte mehr und mehr fort, ohne daß in irgend einer Phase dieses selbstregulatorischen Entwicklungsganges tagesperiodische Bewegungsbestrebungen bemerklich werden. Dieses ergaben einmal Messungen mit dem Zirkel und in exakterer Weise Registrierungen, bei denen die Bandagierung im Versuchszimmer, also am Entwicklungsort vorgenommen wurde. Auf diese Weise wurde eine thermonastische Reaktion während des Bandagierens fast ganz in den 2 Versuchen (mit je 2 Blüten) vermieden, von denen der eine bei starkem Licht (4 Stück 32 kerzige Lampen), der andere bei einer ganz schwachen Beleuchtung ausgeführt wurde, die eben noch ausreichte um die nötigen Manipulationen ausführen zu können.

Auf die kurzperiodischen autonomen Oszillationen, bei denen sich ein Hin- und Hergang wohl zumeist in etwa 6—10 Stunden vollzieht, brauchen wir um so weniger einzugehen, als dieselben stets nur geringe Amplituden erreichen und nicht immer deutlich bemerklich sind (vgl. Fig. 3, 4, 5, 6). Immerhin dürfte es sich um autonome Bewegungen handeln, da diese auch bei vollster Konstanz der Temperatur hervortraten und zudem bei den beiden gleichzeitig registrierten Objekten einen verschiedenartigen Gang haben können. Jedenfalls können diese Bewegungen nicht allein aus Hemmungen und Spannungsausgleichungen entspringen, wie sie durch die gegenseitige Beeinflussung der Perigonblätter bei intakten Blüten vorkommen werden, da sie auch dann auftreten, wenn alle Perigonblätter bis auf eines entfernt sind.

Die Blüten von Tulipa bieten den Vorteil, daß sie sich sowohl im Dunkeln als auch im Licht entwickeln können und der Umstand, daß der Bewegungsgang in schwacher und starker künstlicher Beleuchtung ebenso ausfällt wie bei dauernder Lichtentziehung beweist, daß durch diese Außenbedingungen die Befähigung und Tätigkeit der Perigonblätter nicht wesentlich beeinflußt wird. Da dasselbe Resultat eintrat, wenn die Blüten in einer konstanten Temperatur zwischen 10—25 C. verweilten, wenn ferner die Knos-

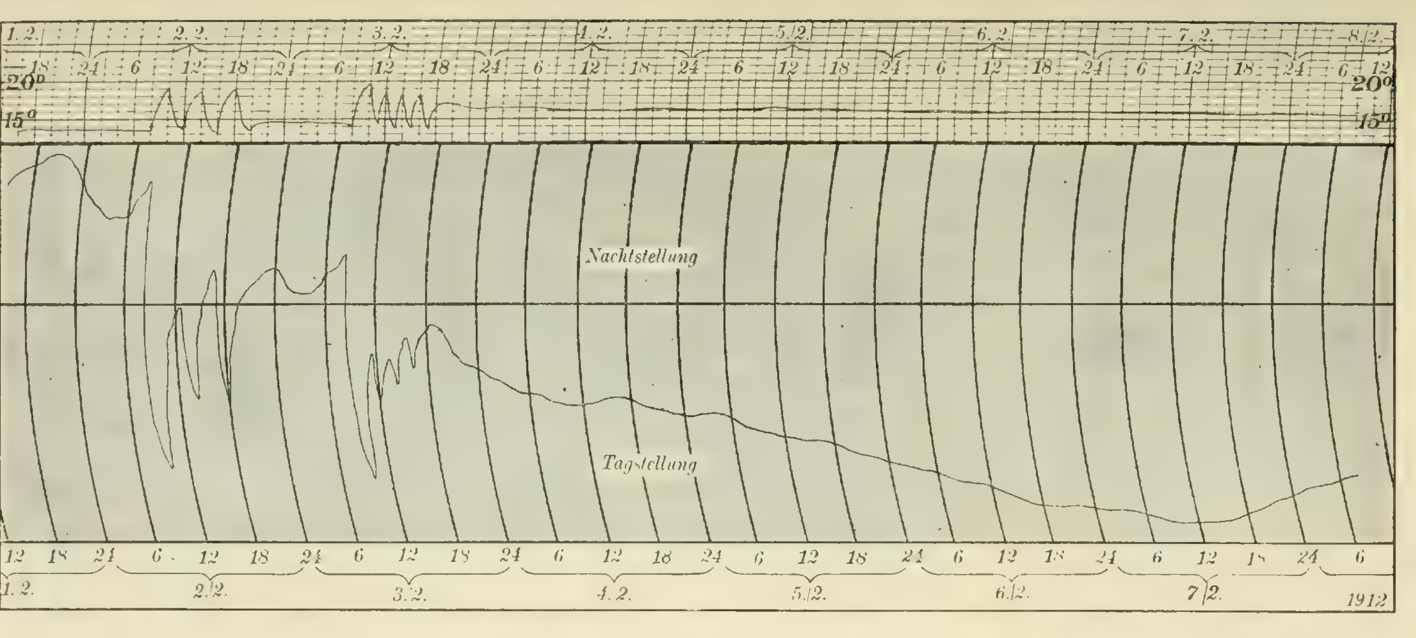


Fig. 6.

Tulipa Duc van Toll. Nur der registrierte Perigonzipfel vorhanden. Die im Tageswechsel erwachsene Pflanze wurde am 1. 2. um $3^1/_2$ Nachm. in den Versuchsraum gebracht, in dem eine ähnliche Temperatur wie in der bisherigen Umgebung herrschte, der aber nur so schwach beleuchtet war, daß eben noch Ablesungen gemacht werden konnten. Wie aus der ebenfalls mitgeteilten Temperaturkurve zu ersehen ist, wurde am folgenden Morgen um 8 Uhr, ein 2 : 2-stündiger und am 3. 2. um 8 Morgens zunächst ein 2 : 2-stündiger und darauf ein 1 : 1-stündiger Temperaturwechsel herbeigeführt, worauf dann eine fast konstante Temperatur herrschte. Schreibhebel 45 : 180 mm. $^2/_3$ der natürl. Größe. — Die Bogenkoordinaten für den Bewegungsgang und den Temperaturgang besitzen hier, wie in allen anderen Versuchen einen verschiedenen Krümmungsradius weil jene mit einem Hebel von 180 mm, diese mit einem solchen von 140 mm Länge geschrieben wurden.

pen sich im täglichen Beleuchtungs- und Temperaturwechsel, oder bei konstanter Temperatur im Dunkeln oder in Dauerbeleuchtung entwickelt hatten, so darf man also behaupten, daß auch unter den normalerweise in der Natur gebotenen Verhältnissen eine autonome tagesperiodische Bewegungstätigkeit nicht zur Geltung kommt, daß also, wenn die potentielle Befähigung zu solcher Tagesautonomie dennoch bestehn sollte, diese praktisch ohne Bedeutung ist.

Wie schon bemerkt vollziehen sich das Entfalten der Knospe und das weitere Aufblühen auch bei voller Konstanz der Außenbedingungen, doch entspricht jedem konstanten höheren Temperaturgrad eine ansehnlichere, jedem tieferen eine geringere Öffnungsweite (vgl. § 8). Demgemäß nehmen die Perigonblätter bei einer Änderung der Temperatur die dem neuen Temperaturgrade entsprechende Gleichgewichtslage an und es ist einleuchtend, daß die hiermit verknüpften Übergangsoszillationen abnehmen und schließlich schwinden, wenn sich die Überführung in die neue Temperatur genügend langsam vollzieht. Das ist denn auch deutlich aus der Kurve Fig. 7 zu ersehen, obgleich die Bewegungskurve nicht gerade gleichmäßig verläuft, weil bei der Versuchsanstellung durch die einfache freihändige Verstellung der Heizflammen ein gleichmäßiges Ansteigen oder Abfallen der Temperatur nicht erreicht werden konnte (vgl. die Temperaturkurve bei Fig. 7). Übrigens zeigt diese Bewegungskurve zugleich, daß auch bei einer solchen langsamen Temperaturänderung nichts von einer tagesperiodischen Bewegungsbestrebung zu erkennen ist.

Wie schon lange bekannt, läßt sich aber bei den Blüten von Tulipa (sowie von Crocus) der Bewegungsgang selbst dann wiederholt umkehren, wenn in kürzeren Intervallen erwärmt und abgekühlt wird,[1]) wobei freilich die Bewegungsamplitude mit der Verkleinerung des Rhythmus verringert wird. Das ist auch aus den in den Figuren 6 und 8 wiedergegebenen Versuchen zu ersehen, bei welchen die Temperatursteigerung durch Anheizen, die Temperatursenkung durch Auslöschen des Gasofens und partielles Öffnen des Fensters oder der Türe erzielt wurden.[2]) Da bei solchem groben Vorgehen die Größe der Temperaturschwankung, sowie der Gang der Temperaturkurve nicht ganz gleichartig ausfielen, so

---

1) Pfeffer, Physiologisch. Untersuch. 1873, p. 182, 194.

2) Pfeffer, l. c. 1907. p. 291.

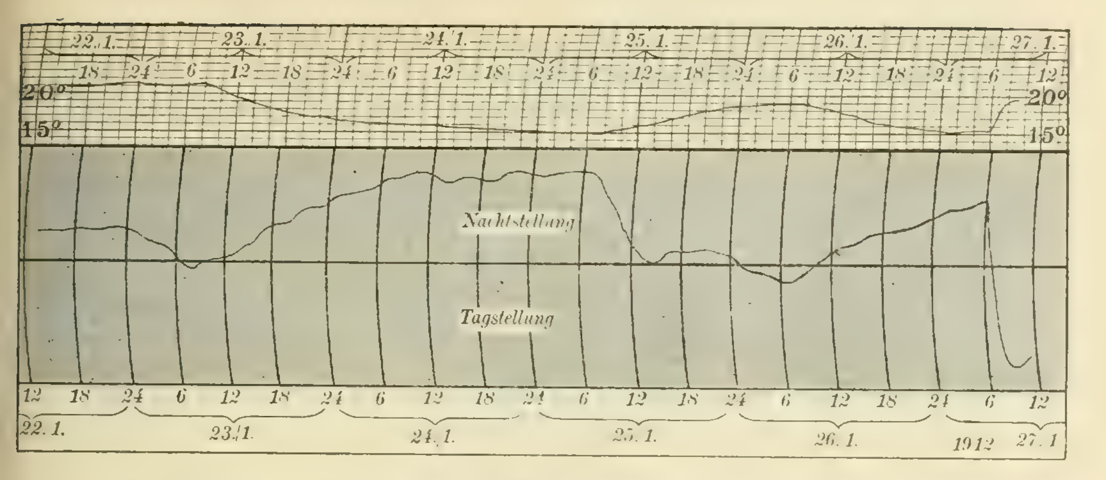


Fig 7.

Tulipa Duc van Toll. Intakte Blüte. Die Pflanze wurde am 22. 1. 1912 um $2^1/_2$ Nachm. in das ähnlich temperierte Spezialzimmer gebracht und in diesem dann in einer ganz schwachen, eben zu Ablesungen genügenden Beleuchtung gehalten. Der Gang der allmählichen Temperaturveränderung und der entsprechenden Bewegungen ist aus den Kurven zu ersehen, die zugleich zeigen, daß am 27. 1. 6 Morgens eine schnelle Temperaturerhöhung eine sehr ansehnliche Öffnungsbewegung veranlaßte. Schreibhebel 45 : 180 mm. $^2/_3$ der natürl. Größe.

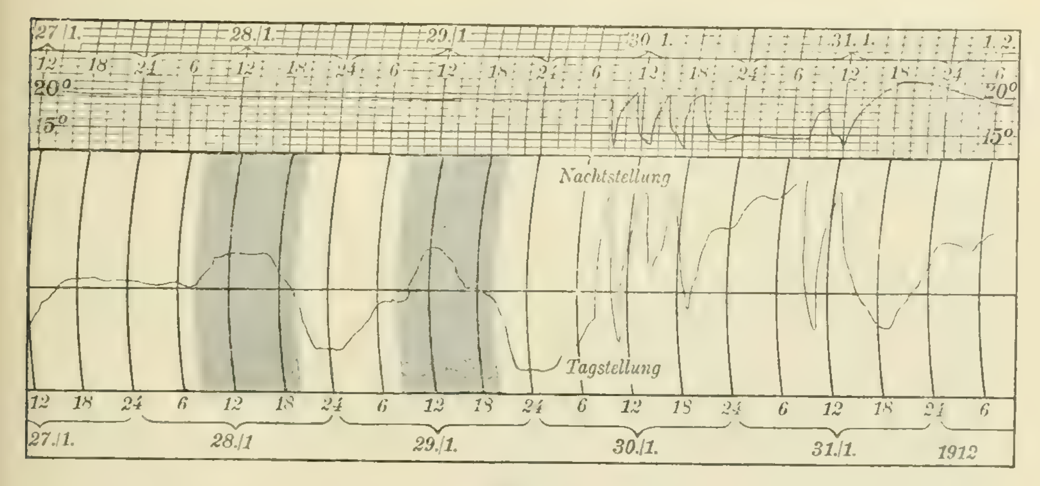


Fig. 8.

Tulipa Duc van Toll. Intakte Blüte. Die Pflanze wurde am 27. 1. 12 Uhr Mittags aus dem Tageslicht in das Versuchszimmer gebracht und zwischen 2 Küvetten der Beleuchtung durch 4 32-kerzigen Wolframlampen ausgesetzt, und, während die Temperatur fast konstant blieb, fernerhin dem aus der Figur ersichtlichen Beleuchtungswechsel unterworfen. Hiernach blieb die Blüte in Dauerbeleuchtung, wurde aber weiterhin durch den auf dem Thermogramm zu ersehenden Temperaturwechsel zu kurzperiodischen thermonastischen Bewegungen veranlaßt. Schreibhebel 45 : 180 mm. $^2/_3$ der natürl. Größe.

kann man schon deshalb nicht auf eine genaue Übereinstimmung der sukzessiven Bewegungsrhythmen rechnen. Immerhin ist aus den in Fig. 6 am $^2/_2$ und den in Fig. 8 am $^{30}/_1$ wiedergegebenen Kurven zu entnehmen, daß die Bewegungen des Perigons dem 2:2-stündigen[1]) Beleuchtungswechsel gut folgen. Ein solcher Zusammenhang ist, jedoch minder präzis, auch bei 1:1-stündigem Temperaturwechsel (Fig. 6 am $^3/_2$) zu erkennen.

Es ist übrigens selbstverständlich, daß die Gestaltung der Reaktion eine komplizierte Resultante ist. Auch sei nur kurz darauf hingewiesen, daß, wie es besonders Fig. 6 am $^2/_2$ und $^3/_2$ zeigt, die volle Reaktionsbefähigung erst nach gewisser Zeit wiederhergestellt ist, so daß die Bewegungsamplitude um so geringer ausfällt, je kürzer der Rhythmus des Temperaturwechsels gewählt wird (vgl. § 8). Daß die Reaktionsgröße nicht etwa allein durch das vorzeitige Eingreifen der nächsten Temperaturschwankung reduziert wird, zeigt der Umstand, daß die Bewegung bei Herstellung konstanter Temperatur nur mäßig über den zunächst vorausgegangenen Kurvenausschlag hinausgeht.

Übrigens wurde schon vor langer Zeit (1873) von mir hervorgehoben, daß ein Perigonblatt, das durch eine Temperatursteigerung in Öffnungsbewegung gesetzt ist, durch eine weitere Steigerung der Temperatur von neuem gereizt und zu weiterer gleichsinniger Öffnungsbewegung veranlaßt wird (für Temperaturfall gilt analoges)[2]). Es ist somit leicht zu übersehen, unter welchen Bedingungen bei solchem Vorgehen, trotz der Temperaturzunahme, eine rückläufige Bewegung einsetzen, schwach ausfallen oder, bei genügend langsamer Temperaturänderung, ganz unterbleiben wird.

Nach meinen früheren Studien[3]) verhalten sich die Blüten von Crocus in allen Hauptzügen wie die von Tulipa. Demgemäß war auch nichts von einer tagesautonomischen Bewegung zu bemerken und es wurde überhaupt eine ähnliche Kurve wie in Fig. 3 erhalten, als unter denselben Bedingungen die Bewegungen je eines Perigonzipfels von Crocus bei zwei im Tageswechsel entwickelten Blüten registriert wurden, bei denen alle Perigonblätter bis auf

1) Über diese Bezeichnung des Rhythmus siehe Pfeffer, l. c. 1907, p. 318 Anm.

2) Diese Verhältnisse wurden auch besprochen von Jost, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 31, p. 351.

3) Pfeffer, l. c. 1873, p. 182; l. c. 1875, p. 122.

eines entfernt worden waren.[1]) Es wurden dazu Blüten einer großblumigen, weißen Form in der Weise verwandt, daß die Blüte durch einen um den oberen Teil der Perigonröhre und das obere Ende eines Glasstabes gelegten Gipsguß fixiert wurde.

Da die Blüten von Crocus und Tulipa, freilich in geringerem Grade, auf Lichtwechsel reagieren,[2]) so muß sich auch durch einen solchen ein periodischer Bewegungsgang hervorrufen lassen. Ob indes der in der Kurve Fig. 8 vorhandene, durch einen 12:12-stündigen Beleuchtungswechsel erzielte tagesperiodische Bewegungsverlauf allein durch den Lichtwechsel bedingt ist, muß dahin gestellt bleiben, weil ja durch die Beleuchtung eine gewisse Erwärmung verursacht wird.[3]) Es lohnte indes nicht in dieser Richtung nähere Untersuchungen anzustellen.

Daß bei der Behandlung der uns hier beschäftigenden Fragen nicht eine nähere Kenntnis der zur Ausführung der Bewegung benutzten mechanischen Mittel nötig ist, wurde schon an anderer Stelle hervorgehoben.[4]) Übrigens ist der derzeitige Stand unserer Kenntnisse in diesen Fragen in meiner Physiologie II. Aufl., Bd. II, p. 513 beleuchtet.

§ 2. Die Versuche mit den Fiederblättchen von *Albizzia lophantha Benth.*

Die Schlafbewegungen der mit Variationsbewegungen arbeitenden Blättchen von Albizzia lophantha bestehen bekanntlich darin, daß sich die in der Tagstellung ausgebreiteten Blättchen Abends aufwärts zusammenschlagen und aneinanderpressen, so daß ihnen die Ausführung der angestrebten Weiterbewegung mechanisch unmöglich gemacht wird. Dieses vielfach benutzte Objekt kam auch in ausgedehnter Weise bei meinen früheren Untersuchungen[5]) zur Verwendung, die u. a. ergaben, daß die Schlafbewegungen nicht nur im Dunkeln, sondern auch bei konstanter Beleuchtung nach einiger Zeit ausklingen, worauf die Blättchen in einer mehr oder minder geöffneten Gleichgewichtslage beharren, in der sie gewöhn-

1) Die Blüten von Crocus entwickeln sich gewöhnlich im Dunkeln nicht gut. Siehe übrigens Sachs, Botanische Zeitung, 1863, Beilage p. 21.

2) Pfeffer, l. c. 1873, p. 201.

3) Pfeffer, l. c. 1907, p. 292.

4) Pfeffer, l. c. 1907, p. 408.

5) Pfeffer, Periodische Bewegungen d. Blattorgane 1875 p. 34 usw.; Untersuchungen üb. d. Entstehung d. Schlafbewegungen 1907 p. 307.

lich kurzperiodische Bewegungen von geringer Amplitude ausführen.[1]) Diese Blättchen werden aber durch einen tagesperiodischen Lichtwechsel veranlaßt sogleich wieder die Schlafbewegungen in vollem Umfang aufzunehmen. Da die Blättchen jederzeit photonastisch reagieren, so läßt sich, analog wie bei den thermonastischen Blüten von Tulipa, durch einen entsprechenden Beleuchtungswechsel z. B. auch ein 6 : 6-, oder ein 3 : 3-stündiger Bewegungsrhythmus hervorrufen, wobei mit der Abkürzung des Beleuchtungsrhythmus die Bewegungsamplitude der Blättchen abnimmt.

Wenn auf Grund solcher Erfahrungen früher der Schluß gerechtfertigt erschien, daß diesen Blättchen eine autonome tagesperiodische Bewegungsfähigkeit abgehe, so können in dieser Hinsicht Zweifel auftauchen seitdem bekannt geworden ist, daß bei den Blüten von *Calendula* (§ 3), sowie bei den Blättern von *Phaseolus* (§ 4) in dem durch die Dauerbeleuchtung hergestellten Stimmungszustand die real vorhandene Befähigung zu tagesautonomischen Bewegungen nicht zur Betätigung kommt. Da aber das Verhalten der dem Licht entzogenen Blätter mit Rücksicht auf die schließlich eintretende Dunkelstarre nicht eindeutig ist, so wäre es erwünscht gewesen das Verhalten von solchen Blättern zu untersuchen, die, wie es unter bestimmten Bedingungen der Fall ist, im Dunkeln sich in einem aktionsfähigen Zustand entwickelt haben.[2]) Es war mir indes nicht möglich, die Untersuchungen in dieser Richtung auszudehnen. Auch auf Experimente mit alleiniger Verdunklung des Bewegungsgelenks mußte ich verzichten, da sich solche Versuche bei diesen Blättchen, wenigstens mit der früher angegebenen Methode nicht ausführen lassen (vgl. p. 6). Jedoch ergibt sich eine befriedigende Entscheidung in unseren Fragen aus den hier mitzuteilenden Versuchen, bei denen insbesondere eine schwächere Beleuchtung angewandt wurde, als in den früheren Experimenten, bei denen zumeist zwei Lampen von je 25 Kerzen benutzt wurden (vgl. l. c. 1907, p. 210).

Zu fast allen Versuchen diente *Albizzia lophantha var. nana compacta* (vgl. auch Pfeffer, l. c. 1907, p. 310). Die Registrierung der Bewegungen wurde, ebenso wie in den früheren Versuchen,

1) Pfeffer, l. c. 1907, p. 310, 337; Biologisches Zentralblatt 1908, Bd. 28, p. 401.

2) Jost, Jahrbüch. f. wiss. Botanik 1895, Bd. 27, p. 420; 1898, Bd. 31, p. 380; Botan. Zeitung 1897, p. 17.

dadurch erzielt, daß eine Anzahl Blättchenpaare (zumeist sechs) gegen zwei Glimmerblättchen wirkten, deren Bewegung auf den Schreibhebel übertragen wurde. Näheres über die Methodik ist in meiner früheren Arbeit zu finden, wo auch dargetan ist, daß dieselbe bei richtiger Handhabung sehr exakt arbeitet.[1] Die Beleuchtung geschah mit Oberlicht; die je zwei Versuchsobjekte standen also unter dem p. 14 erwähnten Wasserbassin. Da sich oberhalb diesem zumeist ein oder zwei fünfkerzige Kohlenfadenlampen befanden, so war schon bei Vorhandensein des reflektierenden Blechschirms und in noch höherem Grad nach Entfernung desselben, eine schwache Beleuchtung geboten. Hierdurch wurde die Schwärzung des lichtempfindlichen Papiers bis zu Ton I ungefähr in den nachbenannten Zeiten herbeigeführt, wenn Wynnes Expositionsmesser an Stelle der Versuchsblätter, d. h. ca. 40 cm von den Lampen entfernt aufgestellt worden war. Bei 2 × 5 Kerzen und Reflektor in 50 Min.; bei 2 × 5 Kerzen ohne Reflektor in 1 St. 20 Min.; bei 1 × 5 Kerzen und Reflektor in 2 St.; bei 1 × 5 Kerzen ohne Reflektor in 3 St. Der gleiche Ton wurde bei Beleuchtung mit zwei 25-kerzigen Wolframlampen und Reflektor in 5—6 Min., bei hellem Tageslicht im Nordhaus in etwa 50 Sek. erreicht.

Bei den Versuchen in so schwacher Beleuchtung tritt aber, ebenso wie bei den früheren Versuchen in stärkerer Beleuchtung (l. c. 1907, p. 315, Fig. 14), nach Herstellung von Dauerlicht eine allmähliche Abnahme und zumeist im Verlaufe von 2—7 Tagen das völlige Schwinden der tagesperiodischen Bewegungen ein. Dieses Ausklingen wurde z. B. bei dem in Fig. 9 dargestellten Versuch am 8. 7. erreicht, als die bis dahin im Tageswechsel gehaltene Pflanze am 2. 7. 6 Uhr Abends in das Versuchszimmer gebracht und vom 3. 7. 6 Uhr Morgens ab dauernd mit 2 × 5 Kerzen (ohne Reflektor) beleuchtet worden war. Des weiteren zeigt die Kurve (Fig. 9 B) wie am 10. 7. durch Einführung eines 12 : 12-stündigen Beleuchtungswechsels die tagesperiodische Bewegungstätigkeit wieder hervorgerufen wurde, um dann bei kontinuierlicher Beleuchtung mit 2 × 5 Kerzen (ohne Reflektor) im Laufe von vier Tagen wiederum auszuklingen. Nachdem die Pflanze dann bis zum 18. 7. in dieser Dauerbeleuchtung verweilt hatte, war sie noch im voll-

1) Pfeffer, l. c. 1907, p. 268, 279, 307; Biologisch. Zentralblatt 1908, Bd. 28, p. 412.

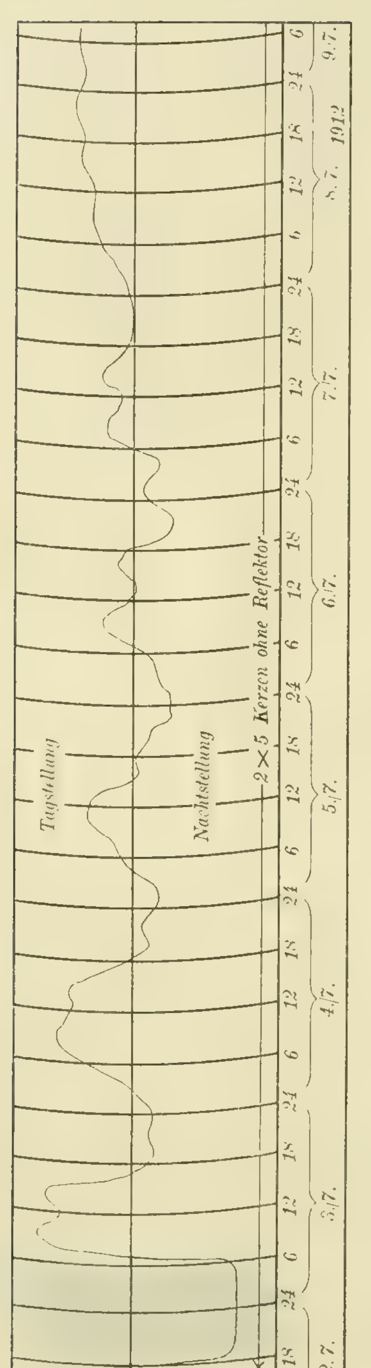

Tagstellung
Nachtstellung
2 × 5 Kerzen ohne Reflektor
2.7.
3./7.
4./7.
5./7.
6./7.
7./7.
8./7.
9./7.
1912

Fig. 9 A.

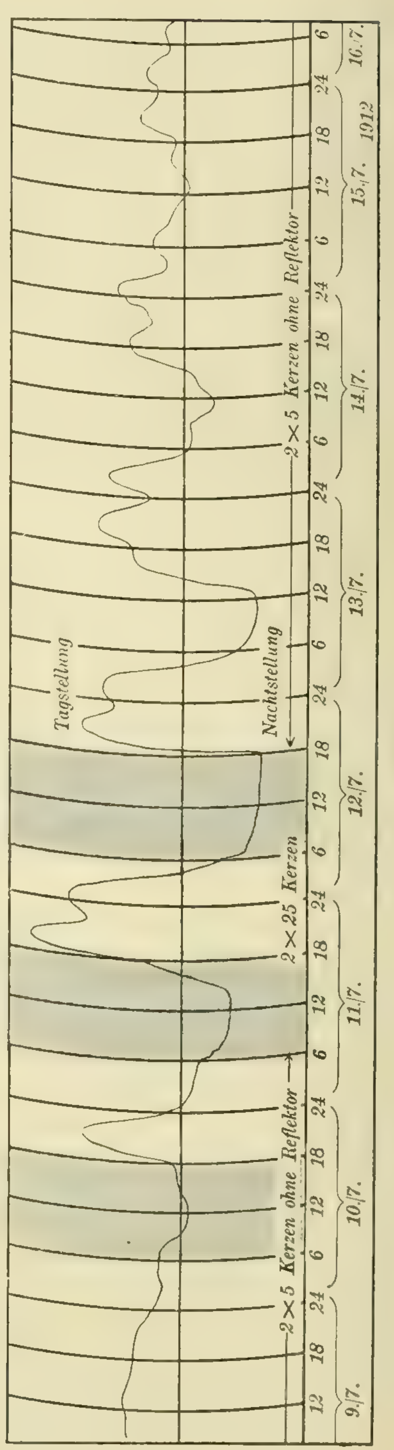

2 × 5 Kerzen ohne Reflektor
2 × 25 Kerzen
Tagstellung
Nachtstellung
2 × 5 Kerzen ohne Reflektor
9./7.
10./7.
11./7.
12./7.
13./7.
14./7.
15./7.
16./7.
1912

Fig. 9 B.

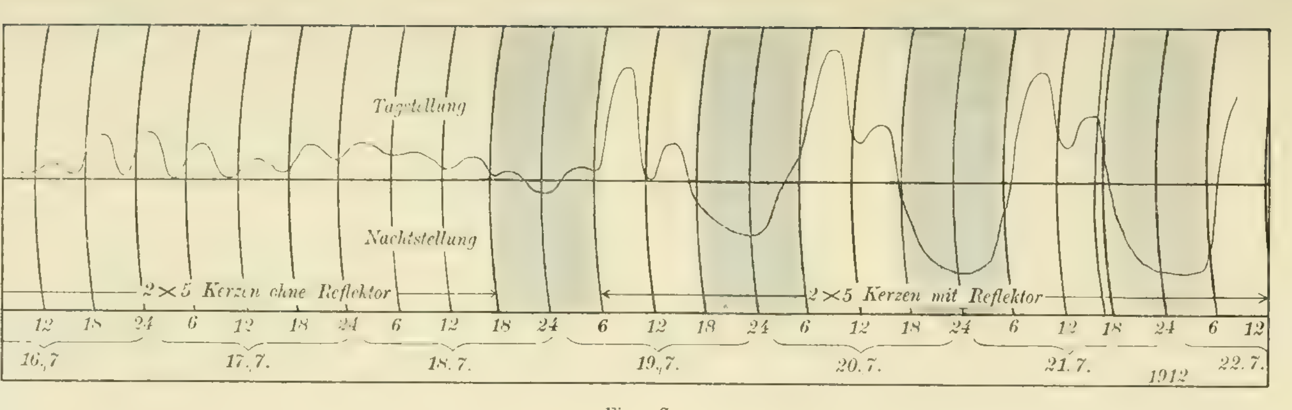


Fig. 9 C.

Fig. 9. A—C.

Albizzia lophantha var. nana compacta. Diesjährige Pflanze von der ein Fiederstrahl eines kräftigen, mit 3 Paaren Fiederstrahlen versehenen Blattes benutzt wurde. Die schon einige Zeit in dem nach Nord gerichteten Versuchshaus (PFEFFER, l. c. 907, p. 303) gehaltene Pflanze wurde am 25. 6. 1912 bandagiert, darauf im Nordhaus belassen und am 2. 7. Abends 6 Uhr in das Versuchszimmer gebracht. Den Glimmerblättchen, von denen jedes (wie in allen hier mitgeteilten Versuchen) 30 mm lang und 16—17 mm breit war, lagen 6 Paare Fiederblättchen an. Abstand zwischen den Lampen und dem Versuchsblatt ca. 39 cm. Schreibhebel 90 : 180 mm. Da die Blättchen am 2. 7. in volle Nachtstellung traten und es am 3. 7. während der Tagestunden bis zur planen Ausbreitung brachten, so läßt sich hiernach annähernd die einem Kurvenpunkt entsprechende Spreizung der Blättchen abschätzen (vgl. PFEFFER, l. c. 1907. p. 279). Die Temperatur lag während der ganzen Versuchszeit zwischen 20,1—21,1 C. und schwankte während 24 Stunden höchstens um 0,4 C. Die Anzahl und die Lichtstärke der benutzten Kohlenfadenlampen ist aus den Figuren zu ersehen. Die Beleuchtung mit 2×25 Kerzen am 11. 7.—12. 7. geschah, um eine stärkere photonastische Reaktion und ansehnlichere Nachwirkungen zu erzielen. $^{2}/_{3}$ der natürlichen Größe. — Das andere Individuum, das gleichzeitig und ebenso behandelt wurde, lieferte eine durchaus ähnliche Kurve.

sten Maße reaktionsfähig, wie der Umstand zeigt, daß selbst bei einem schwachen Licht (2 × 5 Kerzen mit Reflektor) durch einen 12 : 12-stündigen Beleuchtungswechsel eine sehr ansehnliche tagesperiodische Bewegung verursacht wurde. (Vgl. auch Fig. 13 vom 5. 6. ab, Fig. 10 vom 20. 6. ab.)

Da aber im Finstern das Ausklingen der Tagesperiode zuweilen schon in wenigen Tagen, also eintritt während die erst später in Dunkelstarre fallenden Blätter noch voll reaktionsfähig sind, so spricht dieses entschieden dafür, daß auch im Dunkeln tagesperiodische Bewegungsbestrebungen nicht zur Geltung kommen. Das ist ebenso nicht der Fall, wenn durch einen kurzperiodischen Beleuchtungswechsel ein entsprechender Bewegungsrhythmus veranlaßt wird und wenn dann die Objekte in Dauerlicht oder im Dunkeln gehalten werden. (Vgl. Fig. 10, 12, 13, sowie PFEFFER, l. c. 1907, p. 313, Fig. 13; p. 319, Fig. 15.)

Bei allen diesen Versuchen traten im Dunkeln wie in Dauerbeleuchtung, deutlich oder unbestimmt kurzperiodische Oszillationen auf, die wir als autonome Bewegungen ansprechen dürfen, auf die wir aber hier nicht weiter einzugehen haben. (Vgl. PFEFFER, l. c. 1907, p. 317.)

Wenn somit auch die Erfolge bei den Versuchen in konstantem schwachem oder schwächerem Licht, sowie die im Dunkeln gegen die Existenz oder doch gegen die reale Betätigung einer tagesautonomischen Bewegungsfähigkeit sprechen, so ergibt sich bestimmter aus dem Verhalten bei schwachen und stärkeren 12 : 12-stündigen photonastischen Reizungen, daß die Schlafbewegungen als aitionome Reaktionserfolge zustande kommen. Denn wie Fig. 13 B (p. 40) zeigt, wird durch eine schwache photonastische Reizung nur eine tagesperiodische Bewegung von geringer Amplitude hervorgerufen, die mit der Stärke des Reizes zunimmt (vgl. Fig. 13 C) und bis zum Maximum gesteigert werden kann. Das ist übrigens nicht nur bei Verwendung eines schwachen Lichts, sondern, wie frühere Erfahrungen zeigen, auch dann der Fall, wenn bei stärkerer Beleuchtung die schwache Reizung durch partielle Dämpfung des Lichts bewirkt wird (PFEFFER, l. c. 1907, p. 325, Fig. 17). Demgemäß kann es sich bei den Schlafbewegungen jedenfalls nicht um die zeitliche Regulation einer tagesautonomischen Bewegungstätigkeit handeln (vgl. p. 4), da bei Betätigung einer solchen die volle Amplitude der Schlafbewegungen auch schon bei ganz schwachen

Reizungen eintreten müßte, durch die ja tatsächlich der Zeitpunkt der Tag- und Nachtstellung bestimmt wird. Sollte aber faktisch dennoch eine potentielle tagesautonomische Bewegungsfähigkeit existieren, die durch einen tagesperiodischen Beleuchtungswechsel nicht aktiviert wird, also auch bei einem solchen ausgeschaltet bleibt, so hätte dieselbe für das Zustandekommen der Schlafbewegungen keine Bedeutung. (Vgl. § 9.)

Eine Bewegungstätigkeit, welche durch die aitionastische Reizung hervorgerufen wird und mit der Zunahme dieser ansteigt, ist eben kein autonomer, sondern ein aitionomer Erfolg, und in unserem Falle deutet auch nichts darauf hin, daß daneben noch eine gewisse tagesautonomische Bewegungstätigkeit mitwirkt. Allerdings habe ich in dieser Hinsicht keine speziellen Untersuchungen angestellt, jedoch spricht die Gesamtheit der Erfahrungen dafür, daß in der Tat bei Verwendung einer schwachen Beleuchtung (2×5 Kerzen ohne Reflektor) bei tagesperiodischem Lichtwechsel eine Reizwirkung erzielt wird, die ausreicht, um die uns z. B. in Fig. 13 B entgegentretende Bewegungsamplitude hervorzurufen. Das ist u. a. auch nach den durch einen 6 : 6- oder 3 : 3-stündigen Beleuchtungswechsel erzielten Erfolgen zu vermuten (bei denen ja tagesperiodische Bestrebungen nach dem Ausklingen der Nachschwingungen fehlen), wenn man beachtet, daß die Bewegungsamplitude infolge des kürzeren Reizungsrhythmus vermindert ist (vgl. p. 24, 35 u. § 8).

Für unsere Schlußfolgerung ist es ohne Belang, daß die Bewegungsamplitude, bei Verwendung schwacher photonastischer Reizung, durch Summation der tagesperiodischen Nachschwingungen und der gleichsinnigen neuen paratonischen Wirkungen eine gewisse Steigerung erfährt (l. c. 1907, p. 325), die übrigens in den mitgeteilten Kurven (Fig. 13 B; und l. c. 1907, p. 325 Fig. 17) am dritten Tag den Höhepunkt ganz oder nahezu erreicht hat. Ohne Bedeutung ist es auch, daß sich bei dem Versuch, in dem die Kurve Fig. 13 B geschrieben wurde, das Objekt vor Beginn des tagesperiodischen Beleuchtungswechsels, nicht in Dauerlicht, sondern in einem 2 : 2-stündigen Beleuchtungswechsel befand.

Bei ihrem schnellen Reaktionsvermögen können die Blätter von Albizzia durch einen kurzperiodischen Beleuchtungsrhythmus zu einem entsprechenden Bewegungstempo veranlaßt werden. Das gelingt nicht nur bei einer starken, photonastischen Reizung (l. c. 1907, p. 319, Fig. 15), sondern auch bei einer schwachen, wie die

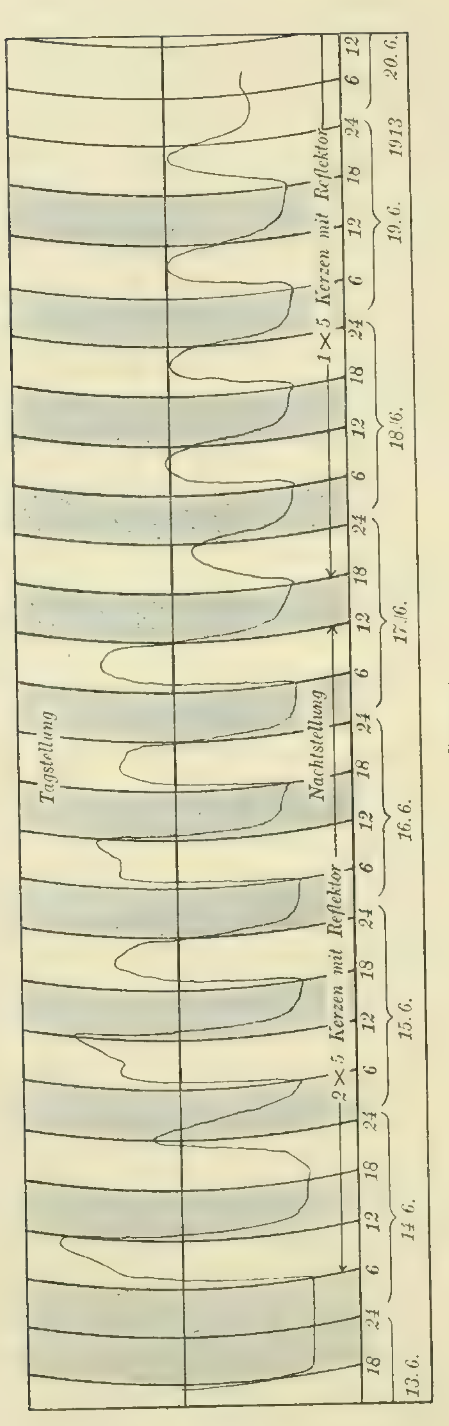


Fig. 10 A.

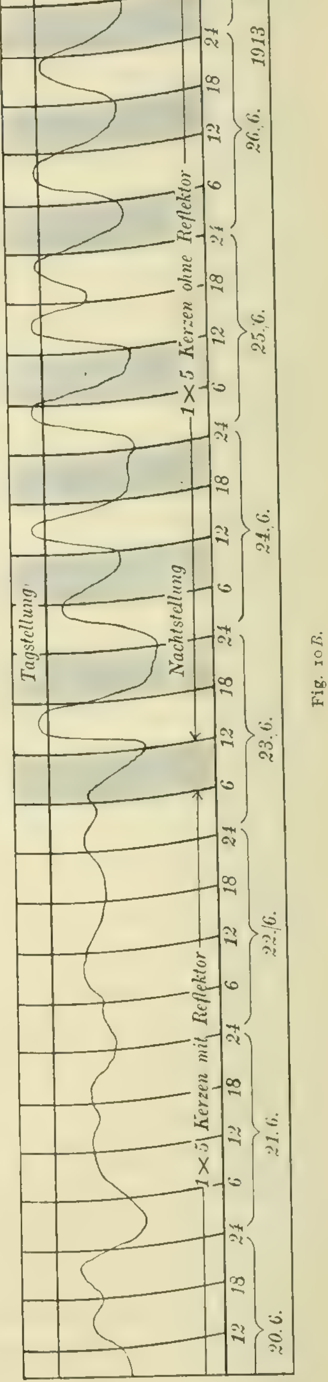


Fig. 10 B.

Fig. 10, 11, 12, 13 für einen 6 : 6-, 3 : 3-, und 2 : 2-stündigen Beleuchtungswechsel zeigen. Aus diesen Kurven ist zugleich zu ersehen, daß dann, wenn die Blättchen zuvor normale Schlafbewegungen ausführten, zunächst die Nachschwingungen dieser, neben den kurzperiodischen Reaktionen bemerklich werden, die sich nach

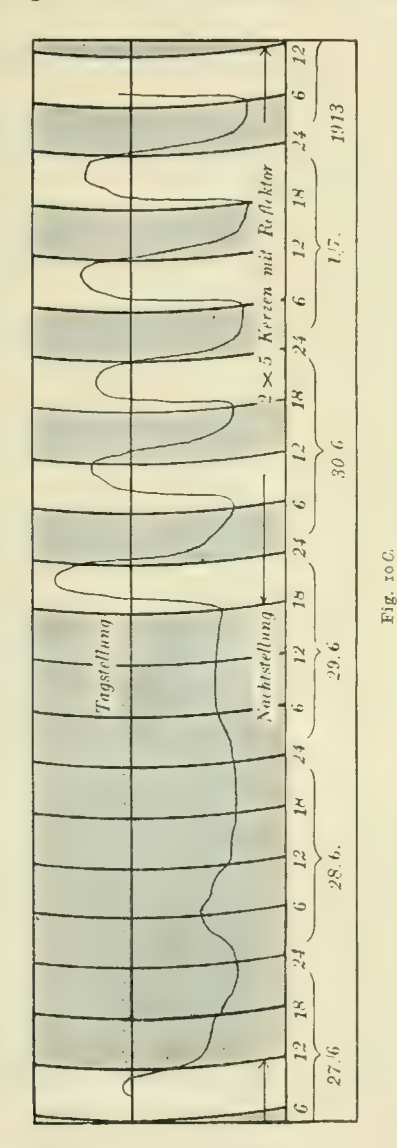


Fig. 10 C.

Fig. 10 A—C und 11 A—C.

Albizzia lophantha var. nana compacta. — Zwei diesjährige Pflanzen von ähnlicher Entwicklung. In beiden Fällen besaß das benutzte Blatt 2 Paar Fiederstrahlen. Die Pflanzen kamen am 26. 5. 1913 in das Nordhaus, wurden am 8. 6. bandagiert und verweilten auch fernerhin am Tageswechsel im Nordhaus bis 8. 6. Abends, wo sie zu Registrierzwecken im Versuchszimmer aufgestellt wurden. Dem Glimmer lagen je 6 Paare Fiederblättchen an. Abstand zwischen Lampen und Versuchsblatt bei dem Versuch Fig. 10 ca. 41 cm, bei Fig. 11 ca. 37 cm. Schreibhebel 90 : 180 mm. Temperatur 18,5—19,4 C. Tagesschwankungen höchstens 0,3 C. Die Beleuchtungsverhältnisse sind, wie auch bei den Versuchen Figur 12 und 13 aus der graphischen Darstellung zu ersehen. 2/3 der natürlichen Größe.

dem Ausklingen der Nachschwingungen ungetrübt und sehr gleichmäßig abwickeln. Natürlich fällt, aus analogen Gründen wie bei den thermonastischen Bewegungen der Blüte von Tulipa (p. 24), mit der Verkürzung des Rhythmus die durch den gleichstarken Lichtwechsel ausgelöste Bewegungsamplitude geringer aus. Auch

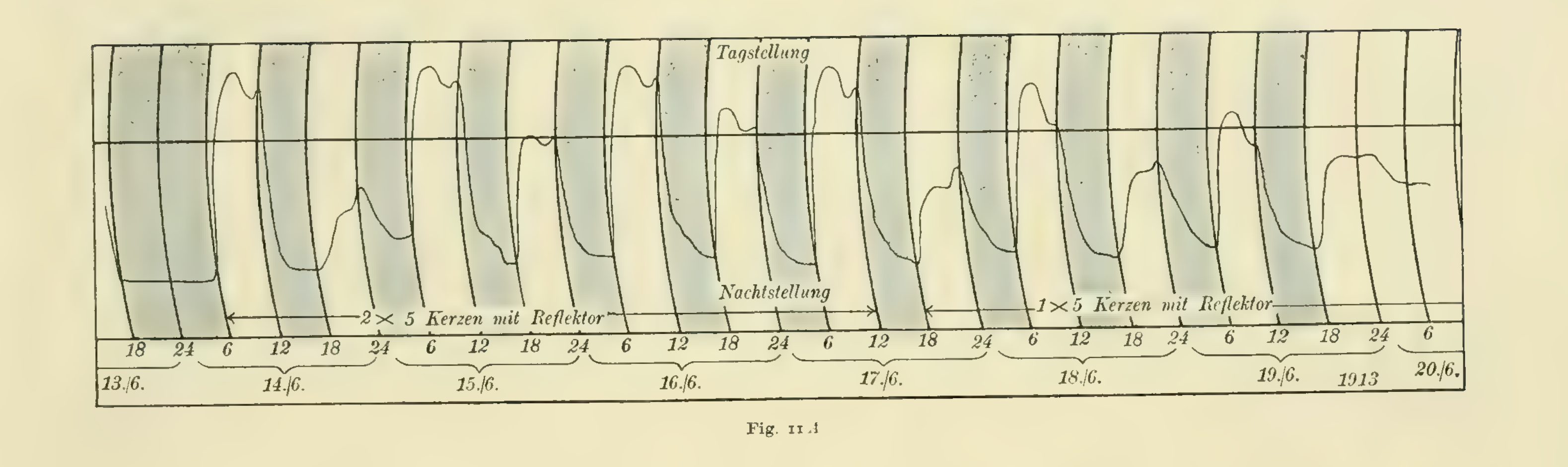


Fig. 11 A.

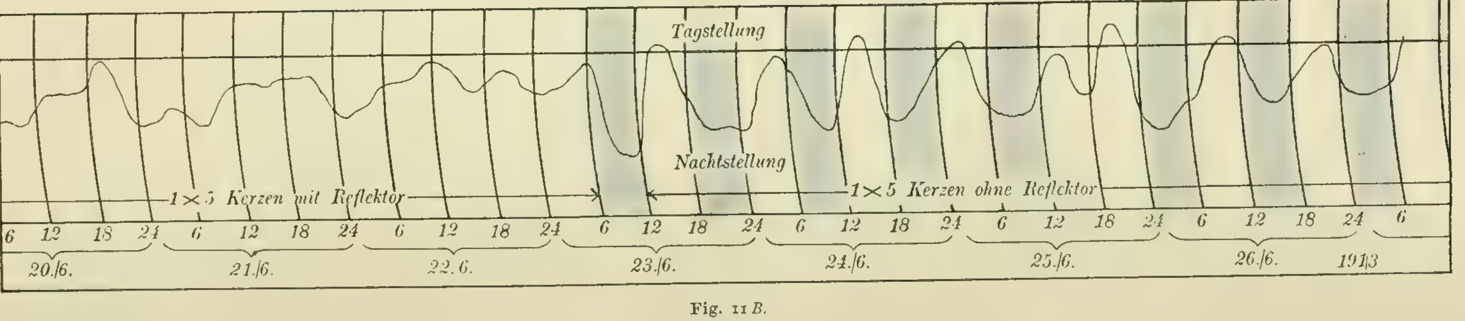


Fig. 11 B.

ist es selbstverständlich, daß mit der Verringerung des Reizanstoßes die veranlaßte Bewegungsgröße abnimmt und daß schließlich ein minder regelmäßiger Reaktionserfolg herauskommt. Dieses und anderes läßt sich ohne weiteres aus den Kurven Fig. 12 und 13 für den 3:3- und den 2:2-stündigen, sowie aus den Kurven Fig. 10 und 11 für den 6:6-stündigen Beleuchtungswechsel ablesen.

Die Kurven 10 und 11 sind zugleich ein Beispiel dafür, daß sich in einem ungleichen Grad die Nachschwingungen der Schlafbewegungen bemerklich machen, die ja bei der angewandten Versuchsanstellung mit den photonastischen Erfolgen derart zusammenwirken, daß z. B. beim Erhellen um 6 Uhr Morgens beide gleichsinnig, bei dem Erhellen um 6 Uhr Abends aber antagonistisch zusammengreifen. Die entsprechenden Resultanten treten uns sehr auffällig in der Kurve Fig. 11 A entgegen, da nach der Erhellung am Morgen bis zum 18. 6. ein wesentlich größerer Ausschlag erfolgt, als nach der Erhellung am Abend. In der sich anschließenden Dauerbeleuchtung werden dann die Nachschwingungen der Tagesperiode unsicher und jedenfalls ist von denselben schließlich nichts mehr wahrzunehmen, wie insbesondere die Kurve Fig. 11 C zeigt, die vom 29. 6. ab bei einer Beleuchtung mit 2 × 5 Kerzen geschrieben wurde.

Fig. 11 C.
Figurenerklärung siehe S. 35.

Dem Wesen der Sache nach ergeben aber die beiden unter denselben Bedingungen erzogenen und registrierten Pflanzen (Fig. 10 u. 11) dasselbe Resultat. Denn der Umstand, daß die Nachschwingungen verschieden lange anhalten, kann nicht überraschen, da das Ausklingen auch bei dem Versetzen der Blätter von Al-

bizzia in Dauerbeleuchtung bei manchen Individuen schon in zwei Tagen, bei anderen erst in acht oder mehr Tagen erreicht wird. Die Ursachen dieser individuellen Verschiedenheiten sind unbekannt, auch bei den beiden hier benutzten Pflanzen, die aus derselben Samensendung unter denselben Bedingungen erzogen und vor und während der Versuchszeit ganz gleich behandelt worden waren. Bemerkenswert ist auch, daß sich in dem durch die Kurve Fig. 11 wiedergegebenen Versuch die Nachschwingungen der Tagesperiode trotz des auch antagonistischen Zusammenwirkens mit den photonastischen Reaktionen so lange erhielten.

Durch diese Erfahrungen wird zugleich erwiesen, daß die Blättchen von Albizzia, abgesehen von den ja ausklingenden tagesperiodischen Nachschwingungen, bei einem kurzperiodischen Beleuchtungswechsel (6 : 6-, 3 : 3- u. 2 : 2-stündig) eine merkliche tagesperiodische Bewegungstätigkeit nicht entwickeln, gleichviel ob eine ganz schwache oder ansehnlichere Beleuchtung angewandt wird. Somit treten unter den gebotenen Bedingungen weder autonome tagesperiodische Bewegungen hervor, noch macht sich ein Reaktionsvermögen bemerklich, das einen tagesperiodischen oder andersperiodischen Bewegungsgang anstrebt.[1])

Übrigens konnte bei den Blättchen von Albizzia unter keinen Umständen eine autonome tagesperiodische Tätigkeit beobachtet werden, die sich nachweislich auch dann nicht einstellt, wenn durch schwache photonastische Wirkung eine tagesrhythmische Bewegung angeregt wird (p. 32). Trotzdem ist es natürlich nicht unmöglich, daß in den Blättchen von Albizzia die potentielle Befähigung zu tagesautonomischer Bewegungstätigkeit schlummert, aber bei den angwandten Versuchsbedingungen nicht erweckt wurde. Falls dieses aber unter anderen Bedingungen geschehen sollte, falls also z. B. die im Dunkeln im aktionsfähigen Zustand erzogenen Blättchen von Albizzia (p. 28) tagesautonomische Bewegungen ausführen sollten, würden die mitgeteilten Tatsachen und die aus diesen gezogenen Schlüsse doch zu Recht bestehen bleiben. Insbesondere würde aus den Erfahrungen folgen, daß die ausnahmsweise erweckbare Befähigung zu tagesautonomischer Bewegungstätigkeit für das Zustandekommen der Schlafbewegungen bei den unter

1) Hierüber, sowie über die Nachschwingungen vgl. Pfeffer, l. c. 1907, p. 335, 320, sowie diese Arbeit § 8 und 10.

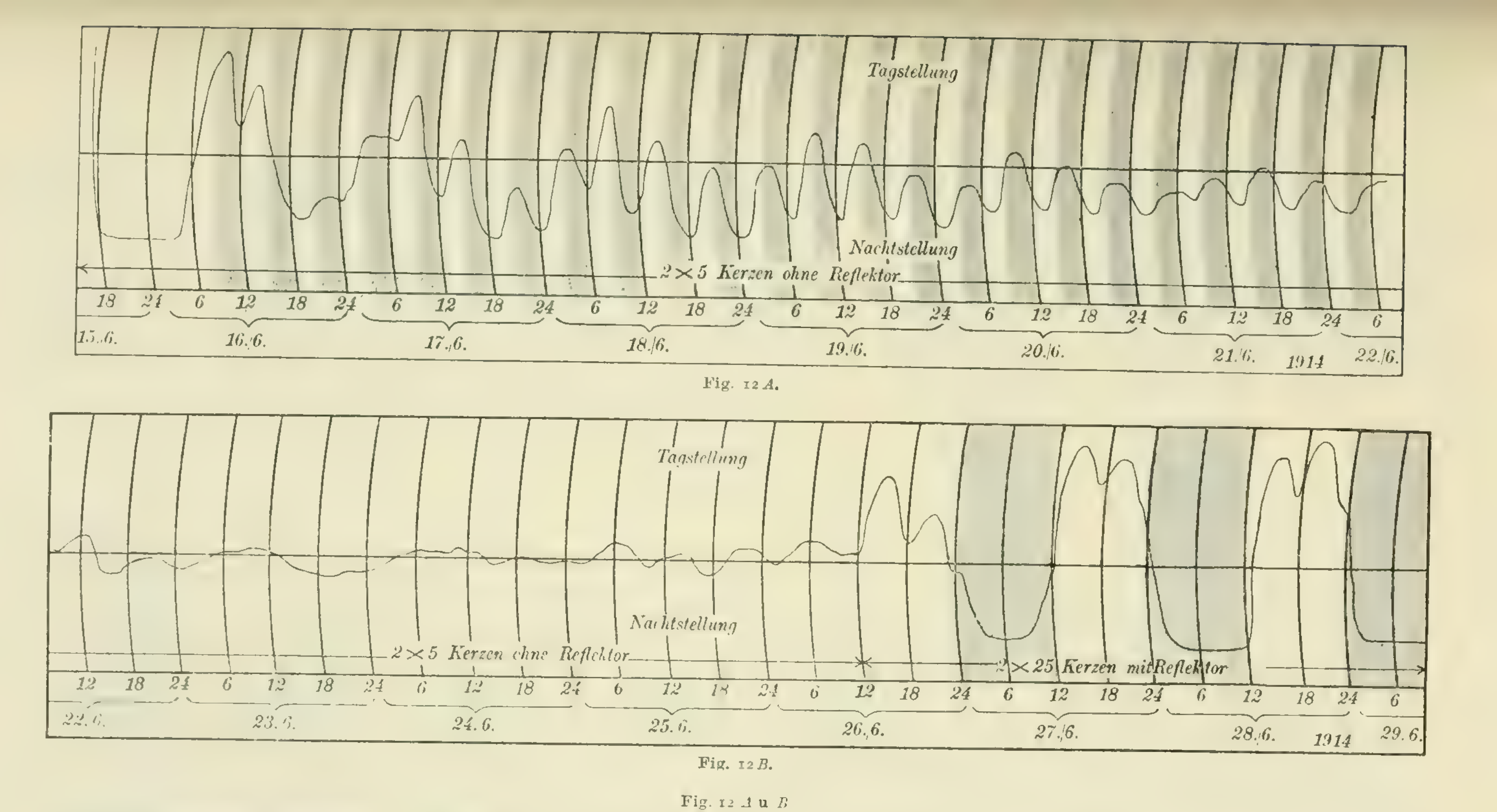


Fig. 12 A.

Fig. 12 B.

Fig. 12 A u. B.

Albizzia lophantha var. speciosa. — Der Stamm einer vorjährigen Pflanze wurde im Frühjahr bis auf einen Stummel abgeschnitten und dann wurde durch Entfernen der übrigen Triebe dafür gesorgt, daß nur ein kräftiger Sproß sich ausbildete. Benutzt wurde ein kräftiges Blatt mit 3 Fiederstrahlen. Bandagiert wurde am 6. 6. 1914, so daß 7 Blättchenpaare den Glimmer anlagen. Darauf verblieb die Pflanze im Tageswechsel im Nordhaus, um dann am 15. 6. im Versuchsraum zum Registrieren aufgestellt zu werden. Temperatur 19,2—20,0 C; Tagesschwankungen höchstens 0,3 C. Schreibhebel 90 : 180 mm. Abstand zwischen Lampe und Versuchsobjekt ca. 42 cm. Das gleichzeitig und ebenso behandelte Exemplar von var. nana compacta lieferte eine ganz ähnliche Kurve. $^{2}/_{3}$ der natürlichen Größe.

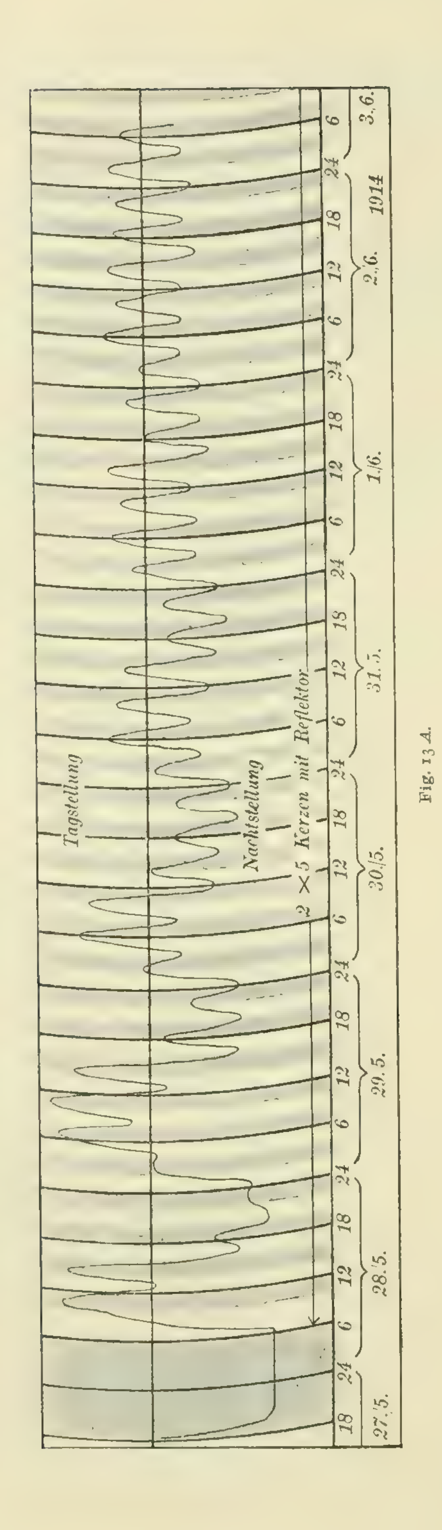


Fig. 13 A.

Fig. 13 B.

normalen Verhältnissen erwachsenen und gehaltenen Pflanzen keine Bedeutung hat.

Das Gesagte dürfte wohl auch für die Blättchen von Mimosa Speggazzinii gelten, die sich nach früheren Untersuchungen in den Hauptzügen ähnlich verhalten wie die von Albizzia lophanta. Doch

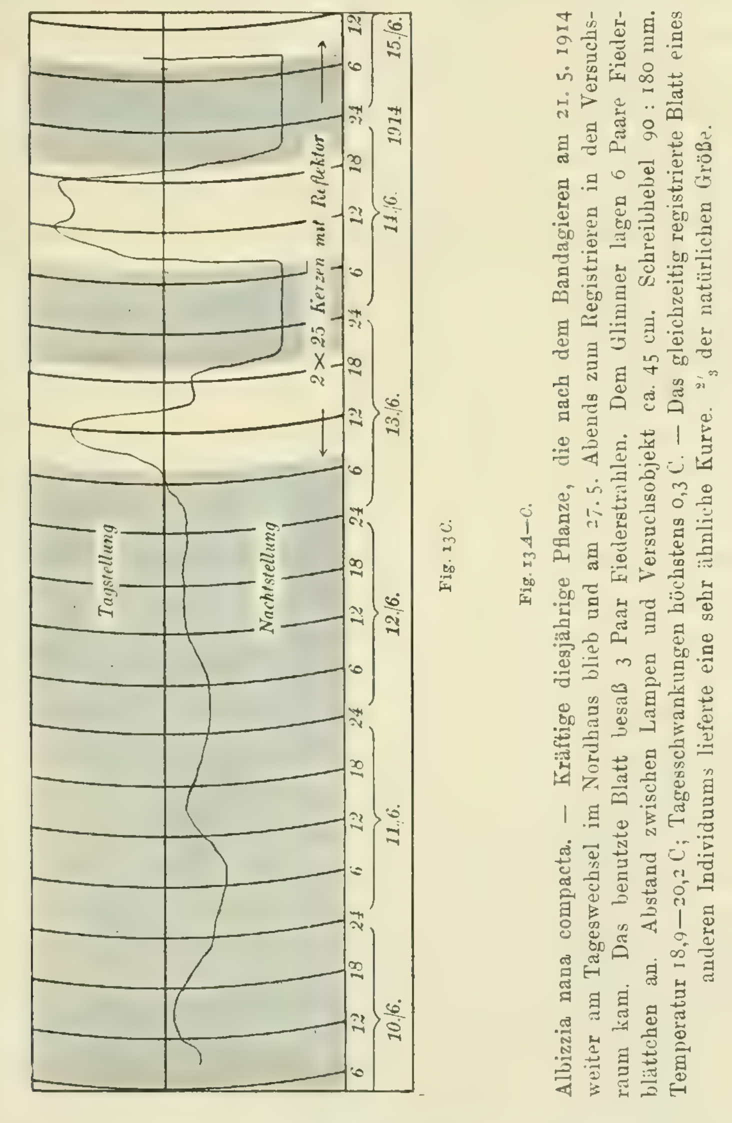


Fig. 13 *A*—*C*.

Albizzia nana compacta. — Kräftige diesjährige Pflanze, die nach dem Bandagieren am 21. 5. 1914 weiter am Tageswechsel im Nordhaus blieb und am 27. 5. Abends zum Registrieren in den Versuchsraum kam. Das benutzte Blatt besaß 3 Paar Fiederstrahlen. Dem Glimmer lagen 6 Paare Fiederblättchen an. Abstand zwischen Lampen und Versuchsobjekt ca. 45 cm. Schreibhebel 90 : 180 mm. Temperatur 18,9—20,2 C; Tagesschwankungen höchstens 0,3 C. — Das gleichzeitig registrierte Blatt eines anderen Individuums lieferte eine sehr ähnliche Kurve. 2/3 der natürlichen Größe.

kann natürlich nur durch weitere Studien entschieden werden, ob eine solche Übereinstimmung in Bezug auf die Schlafbewegungen allseitig besteht.

Mit den von mir bei einem 6—6-stündigen Beleuchtungswechsel erhaltenen Resultaten stimmen freilich nicht die Beobachtungen

Semons überein, nach denen die Blättchen von Albizzia bei einem solchen Beleuchtungsrhythmus fortdauernd ungefähr tagesperiodische Bewegungen ausführen sollen.[1]) Dieser Unterschied kann aber nicht dadurch bedingt sein, daß ich in meinen früheren Versuchen[2]) eine zwar mäßige aber doch stärkere Beleuchtung anwandte als Semon, da zu ganz gleichen Resultaten die in dieser Arbeit mitgeteilten Experimente führten, bei denen eine schwache und sicherlich teilweise eine schwächere Beleuchtung benutzt wurde, als bei den Versuchen Semons. Denn dieser arbeitete mit einer 10 kerzigen Kohlenfadenlampe, die sich jedenfalls nicht fern von der Pflanze befand, da sie mitsamt dieser in einem Brütofen untergebracht war (Semon l. c. 1905, p. 243), während ich teilweise nur mit einer 5 kerzigen Kohlenfadenlampe beleuchtete, die offenbar weiter von dem Versuchsblatt abstand (vgl. p. 29). Unter solchen Umständen dürfte aber sogar bei Verwendung von zwei 5 kerzigen Kohlenfadenlampen (mit Reflektor) die Beleuchtung eher schwächer als stärker gewesen sein, als bei den Versuchen Semons.[3])

Nun ist freilich zu beachten, daß Semon mit Keimpflanzen arbeitete, die sich im Licht einer 10 kerzigen Kohlenfadenlampe bei dauernder oder intermittierender Beleuchtung entwickelt hatten (l. c. 1905, p. 243), während ich kräftige Pflanzen benutzte, die sich im Tageswechsel ausgebildet hatten und in diesem bis zur Versuchszeit gehalten worden waren. Denn es muß die Möglichkeit zugegeben werden, daß unter den verschiedenen Bedingungen eine verschiedenartige Ausbildung der reaktionellen Eigenschaften eintreten könnte, wenn es auch nicht gerade wahrscheinlich ist, daß sich unter den obwaltenden Verhältnissen ein so weitgehender Unterschied einstellt. Jedenfalls können ökologische oder anderweitige

---

1) Semon, Biolog. Zentralblatt 1905, Bd. 25, p. 246. Vgl. Pfeffer, l. c. 1907, p. 330 und Biologisches Zentralblatt 1908, Bd. 28, p. 407.

2) Pfeffer l. c. 1907, p. 332 u. Fig. 15, p. 319; l. c. 1908, p. 409.

3) Nach den vorliegenden Angaben ist ein Vergleich nicht wohl möglich und wegen der individuellen Differenzen ist auch nichts Bestimmtes aus den Veränderungen des zwischen einem Blättchenpaar eingeschlossenen Winkels zu entnehmen, die z. B. bei Semon nach dem in der Kurve II (l. c. 1905, p. 246) dargestellten Bewegungsgang 160° betrugen, während diese Winkeländerung z. B. bei meinem in Fig. 10 A (p. 34) wiedergegebenen Versuch bei Beleuchtung mit 2 × 5 Kerzen und Reflektor zwischen dem 14. 6. u. 17. 6. ca. 120° erreichte. (Über die Ermittelung dieses Winkels vgl. Pfeffer, l. c. 1907, p. 307, 279.) Zu beachten ist, daß bei den Semonschen Versuchen die Pflanze nicht nur durch das direkte, sondern auch durch das von den Brutschrankwänden reflektierte Licht beleuchtet wurde.

physiologische Gründe zu Gunsten einer spezifischen Ausbildung der tagesperiodischen Reaktionsbefähigung bei den ersten Blättern der Keimlinge kaum angeführt werden; ja eher könnte man erwarten, daß die tagesperiodischen Bewegungsbestrebungen in höherem Grad bei den Blättern derjenigen Pflanzen ausgebildet wurden, die während ihrer ganzen Entwicklungsperiode Schlafbewegungen vollbrachten. Von solchen wurde aber in meinen Versuchen bei einem 6:6-stündigen Beleuchtungswechsel stets in gleich schöner Weise ein entsprechender Bewegungsrhythmus ausgeführt, gleichviel ob die aus Samen erzogenen Pflanzen schon im ersten Jahre benutzt wurden, oder ob zu den Versuchen Blätter dienten, die sich aus den im zweiten Jahre stehenden Individuen an Seitentrieben entwickelt hatten (vgl. die Erklärung zu den Fig. 9—13). Auch spricht nichts dafür, daß die Rassen der Albizzia lophantha in unserer Angelegenheit Verschiedenheiten bieten.[1]) Das ungleiche schnelle Schwinden der Schlafbewegungen bei dem Übergang von tagesperiodischem zu 6 : 6-stündigem Beleuchtungswechsel, wie es die Fig. 10 und 11 zeigen, gehört aber nicht hierher, da es sich ja nur um ein ungleich schnelles Ausklingen handelt, während sich nach SEMONS Versuchen die tagesperiodischen Bewegungen auch bei Keimpflanzen einstellen, die bei einem 6 : 6-stündigen Beleuchtungswechsel erzogen wurden.

Übrigens ist zu bedenken, daß bei den Versuchen SEMONS[2]) mit dem Lichtwechsel die Temperatur im Brutschrank, nach den Angaben des in diesem befindlichen Thermometers (dessen Quecksilbergefäß wohl nicht geschwärzt war) um 4—5 C schwankte und daß zudem auch durch die (anscheinend nicht durch eine Wasserschicht gedämpfte) Bestrahlung die Transpiration der Pflanze wohl ansehnlich modifiziert wurde. Da aber nach JOST[3]) schon mäßige Temperaturschwankungen einen erheblichen Einfluß auf den Bewegungsgang der Blättchen von Albizzia und zwar in der Weise ausüben, daß bei allmählicher Erwärmung Öffnungsbewegung, bei allmählicher Abkühlung Schließbewegungen eintreten, während

1) In dem in Fig. 12 (p. 39) wiedergegebenen Versuch diente die var. speciosa, während das andere gleichzeitig registrierte Blatt zu der zumeist benutzten var. nana compacta gehörte (vgl. p. 28). Vgl. auch PFEFFER, c. l. 1907, p. 332.

2) SEMON l. c. 1905, p. 243; PFEFFER l. c. 1908, p. 407. Vgl. auch PFEFFER, l. c. 1907, p. 291.

3) JOST, Jahrbüch. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 31, p. 389.

bei schnellerem Temperaturwechsel sowohl durch Erwärmung, als auch durch Abkühlung Schließbewegungen veranlaßt werden, so läßt sich schon deshalb nicht absehen, ob und in welcher Weise der Bewegungsgang der Blättchen bei den Semonschen Versuchen verändert wurde. Jedenfalls war bei meinen Versuchen nicht nur die Temperatur des Versuchsraums konstant, sondern es hatte auch der Übergang von Dunkelheit zu Beleuchtung nur zur Folge, daß, sogar bei Verwendung von zwei fünfkerzigen Lampen (mit Reflektor), die Temperatur des unmittelbar neben dem Versuchsblatt angebrachten Thermometers bei blankem Quecksilbergefäß um etwa 0,1 C, bei berußtem Gefäß höchstens um 0,17 C anstieg.

In der von Semon angewandten Messungsmethode, die, wie auch bei meinen ältesten Versuchen (1875, p. 49), in Bestimmung des Öffnungswinkels der Blättchenpaare mittelst Dreiecken aus Karton bestand, kann die Ursache der Abweichungen nicht gesucht werden, da auf diese Weise, selbst bei 2—3-stündigen Ablesungen, der Bewegungsgang in seinen allgemeinen Zügen in zureichender Weise ermittelbar ist. Doch werden natürlich viel genauere und übersichtlichere Resultate mit Hilfe der Registriermethode gewonnen, durch die, bei richtiger Anwendung, der Bewegungsgang, innerhalb der an anderer Stelle angegebenen Grenzen, sehr exakt gekennzeichnet wird.[1])

Durch welche Ursache oder Kombinationen die von Semon beobachteten Resultate herbeigeführt wurden, das kann ohne besondere Untersuchungen nicht wohl entschieden werden. Jedenfalls aber wird bei der von mir benutzten Albizzia lophanta durch einen 6 : 6-, sowie auch durch einen 3 : 3- und 2 : 2-stündigen Beleuchtungswechsel, bei Konstanz aller anderen Außenfaktoren, in elegantester Weise ein entsprechender Bewegungsrhythmus der Blättchen hervorgerufen (p. 35). Gleichviel aber ob irgendwelche Besonderheiten vorhanden oder nicht vorhanden sind, so sind doch nach der üblichen Begriffsbestimmung[2]) alle diejenigen Bewegungsvorgänge als aitionastische Reaktionserfolge anzusprechen, die nachweislich z. B. durch einen Licht- oder Temperaturwechsel, gleichviel aus welchen Gründen, veranlaßt werden. Indem Semon eben-

1) Pfeffer, Biolog. Zentralblatt 1908, Bd. 28, p. 412; l. c. 1907, p. 307, 279, 317.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiol. II. Aufl. Bd. 2, p. 356.

falls die Schlafbewegungen als photonastische Erfolge ansieht,[1]) schließt er sich also in dem Hauptpunkte der von mir seit 1875 vertretenen und von da ab nicht geänderten Auffassung an, obgleich er immer wieder behauptet, daß ich mich schließlich seiner Auffassung angeschlossen habe.[2])

Zur Erzielung von Schlafbewegungen durch photonastische Wirkungen ist natürlich stets die Existenz eines geeigneten Reaktionsvermögens, aber, wie auch Semon[3]) zugibt, nicht gerade eines solchen nötig, vermöge dessen auch bei andersperiodischen Reizungen das Streben nach tagesrhythmischer Bewegungstätigkeit in Erscheinung tritt. Ein derartiges Verhalten dürfte in der Tat häufiger vorkommen (vgl. § 8), obgleich es gerade bei den Blättchen von Albizzia lophantha, bei denen es nach Semon sehr markiert hervortreten soll, nach meinen Erfahrungen nicht oder doch nur schwach zur Geltung kommt.[4]) Übrigens hat Semon das Verdienst auf diese Besonderheit im Reaktionsvermögen hingewiesen zu haben, während ich mich bei meinen ersten Untersuchungen über Schlafbewegungen (1875) aus guten Gründen auf die Ermittlung der allgemeinen reaktionellen Beziehungen beschränkte[5]).

Alle diese Betrachtungen und Schlußfolgerungen gelten aber uneingeschränkt nur dann, wenn eine tagesautonomische Bewegungstätigkeit nicht vorhanden oder doch praktisch ohne Bedeutung ist (p. 38) und werden in diesem Fall natürlich nicht dadurch beeinträchtigt, daß andere Objekte eine tagesautonomische Bewegungs-

1) Semon, Biolog. Zentralblatt, 1908, Bd. 28, p. 234. — Pfeffer, Biolog. Zentralbl. 1908, Bd. 28, p. 396. An dieser Stelle ist auch angegeben, warum ich mir früher (Pfeffer, l. c., 1907, p. 333) durch die vorliegenden Auseinandersetzungen Semons über dessen eigentliche Auffassung nicht klar zu werden vermochte.

2) Semon l. c. 1908, Bd. 28, p. 233, 236, 242; Die Mneme III. Aufl. 1911, p. 94; Das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften 1912, p. 19. Vgl. auch Pfeffer, Biolog. Zentralblatt, 1908, Bd. 28, p. 397.

3) Semon l. c. 1908, p. 234; Pfeffer l. c. 1908, p. 397.

4) Pfeffer, Untersuchungen ü. d. Entstehung d. Schlafbewegungen 1907, p. 320. Hier ist darauf hingewiesen, daß ein solches Streben nach tagesperiodischem Gang vielleicht in den Nachschwingungen bemerklich wird, die sich nach einem kurzperiodischen Beleuchtungswechsel in Dauerbeleuchtung einstellen. Übrigens ist es wohl möglich, daß ein solches tagesperiodisches Bewegungsstreben unter gewissen Bedingungen ausgeschaltet unter anderen aber in einem ansehnlichen Grad aktiviert wird. (Vgl. das was in dieser Arbeit p. 38 und § 7—10 in Bezug auf tagesperiodische Bewegungen gesagt ist.) Über Nachschwingungen vgl. diese Arbeit § 8, 10.

5) Pfeffer, l. c. 1908, p. 394.

tätigkeit entwickeln können. Wie unter diesen Umständen die Verhältnisse aufzufassen sind, wird weiterhin erörtert werden. (§ 7—10.)

Wie in allen Fällen haben wir auch bei dem Studium der Schlafbewegungen naturgemäß mit den erblich überkommenen Eigenschaften als gegebenen Faktoren zu rechnen, gleichviel wie diese Fähigkeiten entstanden sind, ein Problem, das bei den Betrachtungen Semons mit Rücksicht auf die Frage nach dem Erblichwerden erworbener Eigenschaften (reaktioneller Vorgänge) in dem Vordergrund steht.[1])

§ 3. Hinweis auf einige Resultate der Untersuchungen von R. Stoppel an den Blüten von Calendula arvensis und Bellis perennis.

Da wir fernerhin die Blüten von Calendula arvensis vielfach zu berücksichtigen haben, so dürfte es vorteilhaft sein, hier kurz auf einige der für uns hauptsächlich in Betracht kommenden Eigenschaften hinzuweisen, die durch die Untersuchungen von Rosa Stoppel[2]) ermittelt wurden. Nach diesen besitzen diese Blüten in ausgezeichneter Weise die Befähigung zu tagesautonomischen Bewegungen, die sich auch dann in vollem Maße einstellen, wenn sich die Blüten im Dunkeln und bei konstanter Temperatur entwickeln, wozu sie, analog wie die Blüten von Tulipa (p. 19), befähigt sind. Diese Erfahrungen sind deshalb von Bedeutung, weil die Fortdauer der Tagesbewegungen bei den aus dem Tageswechsel in das Dunkle versetzten Blüten von Calendula durch Nachwirkungen bedingt sein könnte, die während der etwa fünftägigen Dauer des Blühens nicht zum Stillstand kamen.

Bei der Übertragung aus dem Tageswechsel in Dauerbeleuchtung klingen dagegen die Schlafbewegungen aus, die dementsprechend gar nicht zum Vorschein kommen, wenn sich die Blüte von Calendula in Dauerbeleuchtung entwickelt. In wie weit dieser Erfolg durch die Hemmung der Aktionsfähigkeit oder durch Ausschaltungen in den dirigierenden Prozessen erzielt werden dürfte, soll später (§ 9, 10) besprochen werden.

Tatsächlich sind aber die Blüten von Calendula im hohen Grade zu photonastischen Reaktionen befähigt, wie sich daraus

---

1) Pfeffer, l. c. 1907, p. 335; l. c. 1908, p. 399.

2) Rosa Stoppel, Zeitschrift f. Botanik 1910, Bd. 2, p. 418; R. Stoppel u. H. Kniep ebenda 1911, Bd. 3, p. 369.

ergibt, daß sie bei Anwendung eines 18 : 18-, 9 : 9-, 8 : 8-, oder 6 : 6-stündigen Beleuchtungswechsel einen entsprechenden Bewegungsrhythmus ausführen. Wenn uns dagegen bei einem 2 : 2-stündigen Beleuchtungswechsel eine tagesperiodische Bewegung entgegentritt, so ist dieses offenbar dadurch bedingt, daß die photonastischen Reaktionen bei dem schnellen Lichtwechsel zu schwach ausfallen. Dem entspricht es auch, daß bei einem 4 : 4-stündigen Lichtwechsel ein Bewegungsgang eintritt, in dem gleichzeitig diese aitionastischen kurzperiodischen und die autonomen tagesperiodischen Bewegungsbestrebungen bemerklich sind.

Vermöge der photonastischen Reaktionsfähigkeit lassen sich auch die Zeitpunkte der tagesperiodischen Bewegungen beliebig verschieben. Jedoch wird die Lage dieser Wendepunkte bei den im Dunkeln verweilenden Objekten durch die letzte Lichtentziehung bestimmt, welche die vor dem Aufblühen stehende Knospe erfuhr. Demgemäß tritt das Öffnen der verschiedenen Blüten einer Pflanze ungleichzeitig ein, wenn die Knospen zu verschiedener Zeit dem Licht entzogen werden. Durch dieses Verhalten wird zugleich dargetan, daß in der einzelnen Blüte der tagesperiodische Bewegungsgang selbstregulatorisch gelenkt und, unter den besagten Bedingungen, nicht durch korrelative Wirkungen bestimmt wird, die von anderen Blüten oder Organen desselben Individuums ausgehen.

Mit den Blüten von Bellis perennis, die im Freien schöne Schlafbewegungen ausführen, hat Rosa Stoppel[1]) nicht so eingehende Untersuchungen angestellt, bei denen sich aber u. a. Folgendes ergab. Im Dunkeln, sowie bei Dauerbeleuchtung durch mäßiges Licht, tritt ein Öffnen der Knospen nicht ein, während diese bei Dauerbeleuchtung im intensiven Licht (Bogenlicht) zum Aufblühen kommen. Wenn sich unter diesen Umständen tagesperiodische Bewegungen einstellen, die weiterhin ausklingen, so ist dieses natürlich, ebenso wie das Ausklingen der Schlafbewegungen nach dem Versetzen in das Dunkele, kein Beweis gegen die Existenz der Befähigung zu tagesautonomischer Bewegungstätigkeit. Das Vorhandensein einer solchen wird uns in der Tat, in Übereinstimmung mit R. Stoppel aus verschiedenen Gründen wahrscheinlich dünken, von denen hier erwähnt sein mag, daß sich die Blüten von Bellis bei einem

1) Rosa Stoppel l. c. 1910, p. 427.

18 : 18-, 6 : 6-, 4 : 4- oder 1 : 1-stündigen Beleuchtungswechsel in der Hauptsache ähnlich verhalten wie die Blüten von Calendula arvensis.

§ 4. Versuche mit den Blättern von Phaseolus vulgaris.

Durch die von mir im Jahre 1907 veröffentlichten Untersuchungen wurde festgestellt, daß die tagesperiodischen Bewegungen der sehr schön schlafenden Blätter von Phaseolus nicht nur bei Lichtentziehung, wobei schließlich Dunkelstarre eintritt, ausklingen, sondern auch bei kontinuierlicher Beleuchtung, obgleich unter diesen Umständen die Aktionsfähigkeit voll erhalten bleibt, wie sich schon darin kund gibt, daß die sich einstellenden kürzerperiodischen Bewegungen dauernd fortgeführt werden. Ein solches Blatt wird aber durch Einführung eines tagesperiodischen Lichtwechsels sogleich zur Aufnahme von Schlafbewegungen veranlaßt, deren Abhängigkeit von dem Beleuchtungswechsel sich ferner daraus ergibt, daß z. B. die Verlegung der Beleuchtungszeit auf die Nachtstunden eine entsprechende Verschiebung der Bewegungsphasen zur Folge hat. In Übereinstimmung mit solchem Verhalten kommen Schlafbewegungen gar nicht bei den Blättern von Pflanzen zum Vorschein, die sich in Dauerbeleuchtung und bei Konstanz aller übrigen Außenverhältnisse aus Samen entwickeln, dabei normale Gestaltung gewinnen und die erwähnten kürzerperiodischen Bewegungen ausführen, jedoch jederzeit durch die Einführung eines tagesperiodischen Lichtwechsels zur Aufnahme von Schlafbewegungen gebracht werden können.[1])

Da mir damals in keiner der angewandten Versuchsbedingungen eine autonome tagesperiodische Bewegungstätigkeit entgegentrat, so schien der Schluß gerechtfertigt, daß den Blättern von Phaseolus die Befähigung zu solcher Tätigkeit abgehe, obgleich ich mir wohl bewußt war, daß speziell dem Verhalten bei Lichtentziehung keine zwingende Beweiskraft innewohnen kann, weil mit dem Eintritt der Dunkelstarre einer jeden Bewegungsbestrebung die Betätigung unmöglich gemacht wird. Daß es tatsächlich Objekte gibt, die im Dunkeln Schlafbewegungen ausführen, zeigte weiterhin Rosa Stoppel[2])

1) Pfeffer, Untersuchung üb. d. Entstehung d. Schlafbewegungen 1907. (Abhandlg. d. math.-phys. Kl. d. Sächs. Gesellsch. d. Wissenschaften Bd. 30.)

2) Rosa Stoppel, Bericht d. Botan. Gesellsch. 1912, Generalversammlung p. (29).

für die Blüten von Calendula arvensis die sich bei Lichtabschluß in einem aktionsfähigen Zustand entwickeln (vgl. p. 46). Analog verhalten sich aber nach Stoppel auch die Blätter von Phaseolus multiflorus, wenn sie, wie es unter gewissen Bedingungen gelingt[1]), im Dunkeln in einem aktionsfähigen Zustand erzogen sind. Schon zuvor hatte ich[2]) mitgeteilt, daß die Blätter von Phaseolus vulgaris tatsächlich dann eine dauernde tagesperiodische Bewegungstätigkeit entwickeln, wenn nur das Gelenk verdunkelt wird, die Lamina und der ganze übrige Sproß aber in Dauerbeleuchtung gehalten werden. Diese Untersuchungen, auf die bisher nur vorläufig hingewiesen wurde, sollen nun näher mitgeteilt und in Verbindung mit den hier vorliegenden Problemen behandelt werden.

Zu den Versuchen dienten, soweit nichts anderes bemerkt ist, die Primärblätter von Phaseolus vulgaris vitellinus Haberle[3]), deren Gelenk nebst den angrenzenden Partien der Lamina und des Blattstieles in der früher (p. 6) angegebenen Weise durch Umhüllen mit schwarzer Watte verdunkelt waren. Wurden solche Pflanzen im Nordhaus gehalten, so führten die Blätter, auch wenn ganz allein die Lamina dem Licht zugänglich war, gewöhnlich während 4—8 Wochen oder auch noch länger Schlafbewegungen aus, woraus sich ergibt, daß durch die sich abspielenden Wechselwirkungen der Eintritt der Dunkelstarre in dem verdunkelten Gelenk vermieden und die Aktions- und Reaktionsfähigkeit dieses erhalten wird.[4]) Wenn dem allgemeinen Eindruck nach die Bewegungstätigkeit in dem verdunkelten Gelenk etwas früher zu erlöschen scheint, als in dem nicht umhüllten, so kann das nicht überraschen. Indes ist ein solcher Unterschied nicht immer zu bemerken und es kommt vor, daß z. B. die beiden Primärblätter eines Individuums gleich lang tätig bleiben, wenn das Gelenk bei dem einen frei, bei dem anderen aber mit Watte umgeben ist.

Bei einem gut bandagierten Gelenk fallen die Schlafbewegungen sowohl im Tageswechsel, als auch bei entsprechendem künstlichen Beleuchtungswechsel durchweg ansehnlich aus und erreichen nicht

---

1) Jost, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 411, 1898, Bd. 31, p. 377, Botan. Zeitung, 1897, p. 17.

2) Pfeffer, Der Einfluß von mechanischer Hemmung und von Belastung auf die Schlafbewegungen 1911, p. 274 (aus Abhandlg. d. math.-phys. Kl. der Kgl. Sächs. Gesellschaft d. Wissensch. Bd. 32).

3) Siehe Pfeffer, l. c. 1907, p. 342.

4) Über Dunkelstarre vgl. § 11.

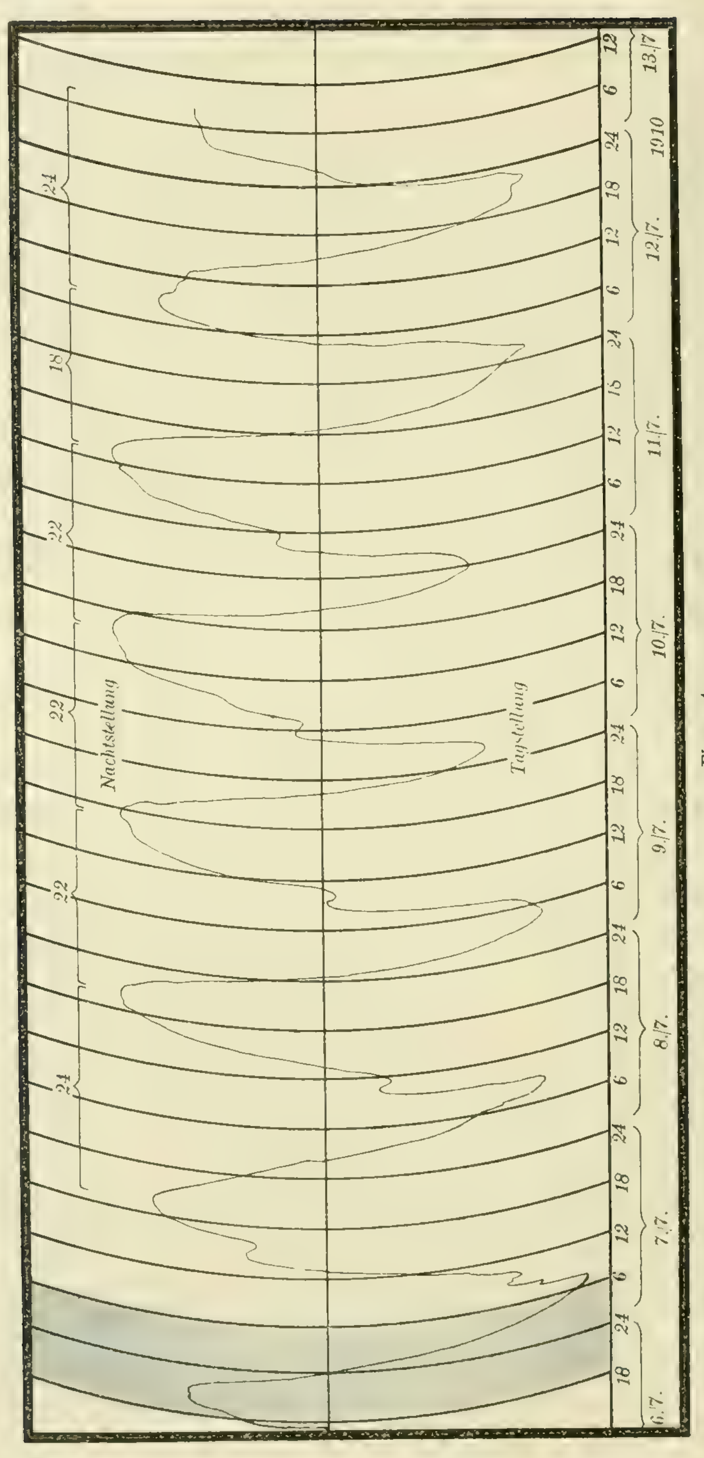


Fig. 14 A.

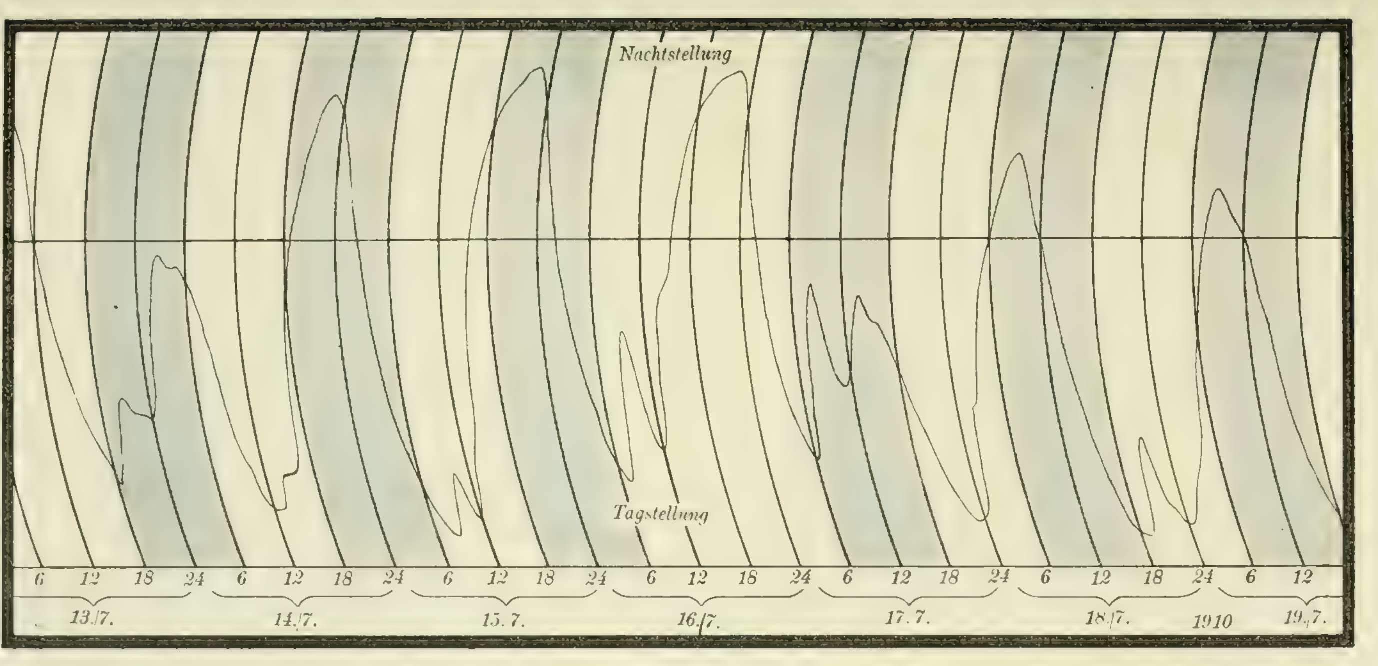


Fig. 14 *B*.

g. 14 *A*, *B* und Fig. 15 *A*, *B*.

Phaseolus vitellinus. Von dem umhüllten Gelenk wurden die Kurven Fig. 14, von dem nicht umhüllten Gelenk des opponierten Primärblatts die Kurven Fig. 15 geschrieben. Nach dem Bandagieren am 1. 7. 1910 verblieb die Pflanze im Nordhaus bis sie am 6. 7. Abends im Versuchszimmer zwischen zwei Küvetten aufgestellt wurde. Beleuchtet wurde in der aus der Figur ersichtlichen Weise mit 4 Tantallampen von je 25 Kerzen. Entfernung zwischen Gelenkbasis und Fadenanheftung bei dem verdunkelten Gelenk 23 mm, bei dem freien Gelenk 20 mm. Schreibhebel 90:180 mm. Temperatur während der Versuchszeit 19,6—20,5 C. Schwankung an einem Tag höchstens 0,4 C. $^2/_3$ der natürlichen Größe. — In allen Fällen wird durch die starke schwarze Umrahmung der Figur angezeigt, daß das Gelenk mit schwarzer Watte umhüllt war.

selten eine ähnliche Amplitude wie bei einem freien Gelenk. Trifft das in anderen Fällen nicht zu, so ist das schon mit Rücksicht auf den von der Wattehülle ausgehenden Widerstand verständlich, der wohl öfters mit der Annäherung an die vertikal abwärts gerichtete Nachtlage gesteigert wird, weil sich dabei das Gelenk bis zu einem kleinen Radius einkrümmt.[1]) Es ist deshalb bei der Bandagierung darauf zu achten, daß sich auf der Unterseite des Blattes keine zu dicke, bei der Zusammenpressung hemmend wirkende Wattehülle befindet.

Übrigens werden bei richtiger Versuchsanstellung, sowohl bei natürlicher als auch bei künstlicher tagesperiodischer Beleuchtung, von dem umhüllten Gelenk in der Hauptsache ähnliche Kurven geschrieben wie von dem freien Gelenk. Da nebensächliche Unterschiede für uns ohne Belang sind, so haben wir um so weniger Grund auf solche einzugehen, als dieselben nicht einmal konstant auftreten und zum Teil wohl durch den Widerstand der Umhüllung und die Verdunklung des Gelenks bedingt sind, wodurch auch die von den heliotropischen Wirkungen abhängigen Orientierungen weg-

Fig. 15 A.

1) Vgl. PFEFFER, Die periodischen Bewegungen d. Blattorgane 1875, p. 3. — Über die Bewegungsenergie siehe PFEFFER, l. c. 1911, p. 252.

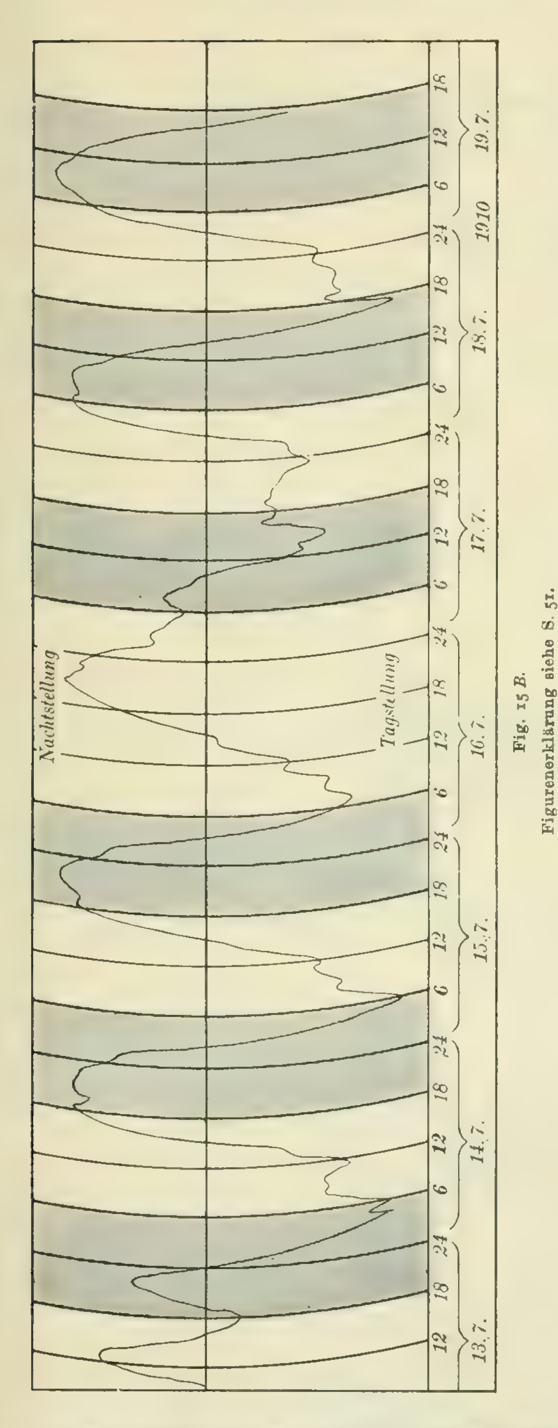


Fig. 15 B.
Figurenerklärung siehe S. 51.

fallen.[1]) Mit diesen und anderen Verhältnissen mag es wohl auch zusammenhängen, daß, wie es scheint, bei umhülltem Gelenk die sekundären Oszillationen gewöhnlich etwas geringer ausfallen, als bei freiem Gelenk.

Das oben Gesagte bezieht sich nur auf solche Blätter, bei denen der Vorversuch gezeigt hatte, daß die Schlafbewegungen normal verlaufen, daß also auffällige Drehungen und Wendungen nicht ausgeführt werden (p. 8). In wie weit solche Abweichungen (die sich übrigens zuweilen auch bei nichtumhüllten Gelenken, insbesondere dann einstellen, wenn die Mithilfe der normalen heliotropischen Orientierung ausfällt) auf inneren Ursachen (asymmetrischen Bauverhältnissen) oder anderen Faktoren beruhen, habe ich nicht zu er-

1) Nach Krabbe (Jahrb. f. wiss. Bot. 1889, Bd. 20, p. 256) und Haberlandt (Lichtsinnesorgane d. Laubblätter 1905, p. 20) wird bei den Blättern von Phaseolus ein heliotropischer Erfolg nur bei direkter Reizung des Blattgelenkes erzielt. — Über den Einfluß der heliotropischen Wirkungen auf den Gang der Schlafbewegungen vgl. Pfeffer, l. c. 1907, p. 362. — Über gewisse Abweichungen bei mechanischer Hemmung der angestrebten Bewegungen vgl. Pfeffer, l. c. 1911, p. 182. — [Nach Sierp (Jahrb. f. wiss. Bot. 1915, Bd. 55, p. 407) sollen aber bei den Blättern von Phaseolus die heliotropischen Bewegungen auch dann eintreten, wenn nur die Lamina dem Licht zugänglich ist.]

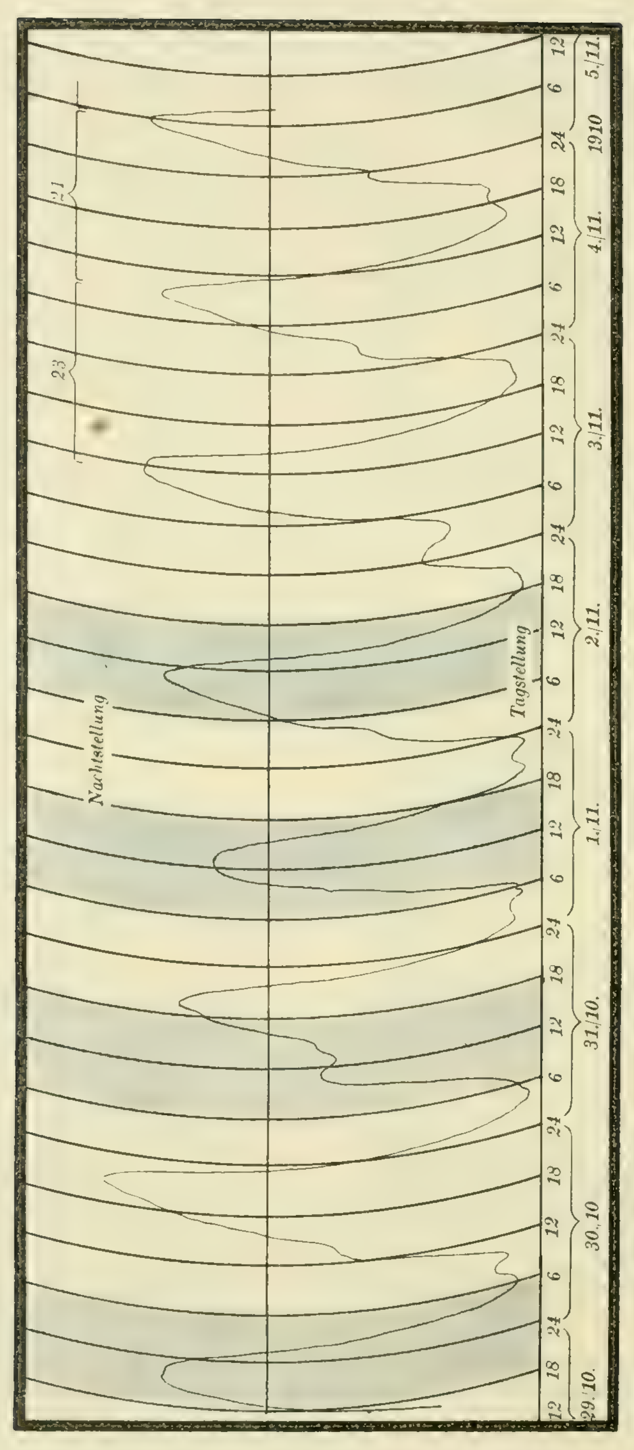

Nachtstellung
Tagstellung
21
23
29/10.
30/10
31/10.
1/11.
2/11.
3/11.
4/11.
1910
5/11.

Fig. 16 A.

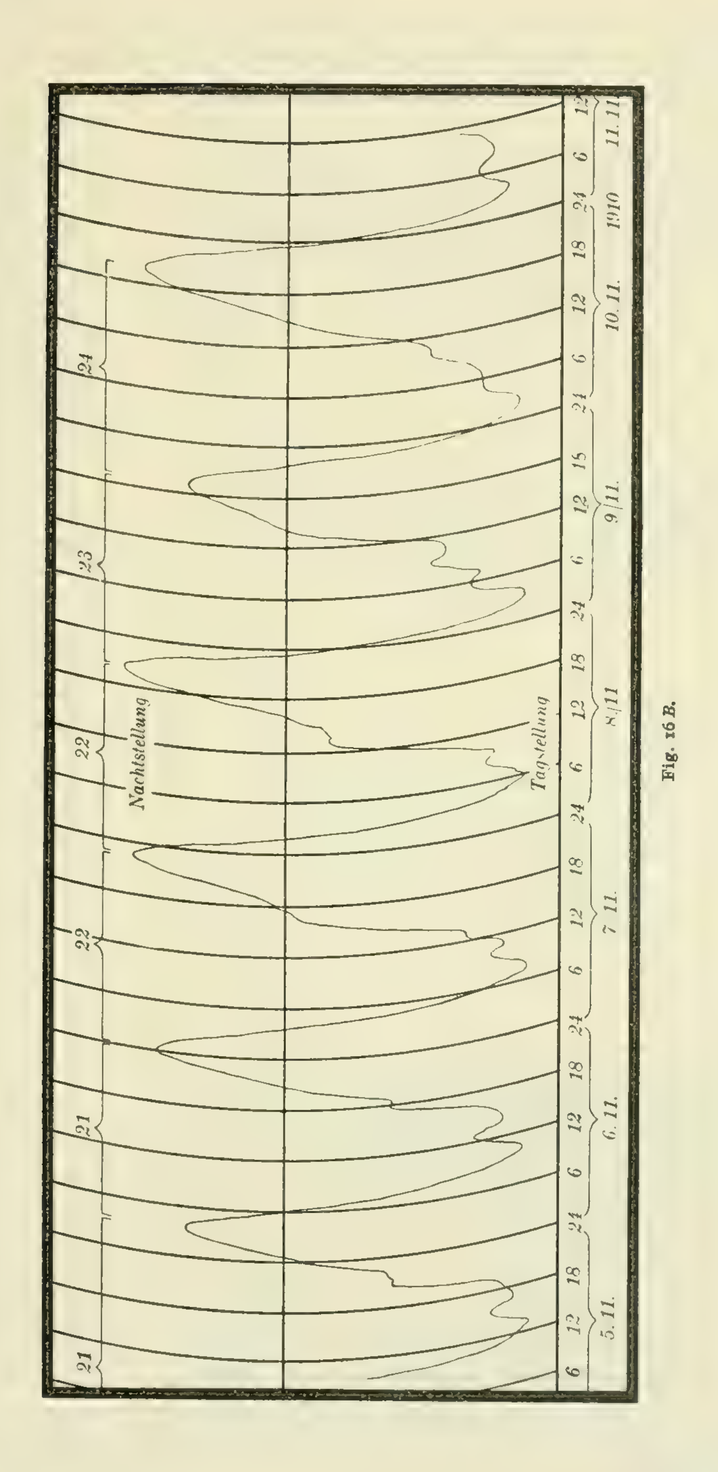

Nachtstellung
Tagstellung
21
21
22
22
23
24
5. 11.
6. 11.
7. 11.
8/11
9/11.
10. 11.
11. 11.
1910

Fig. 16 B.

mitteln gesucht. Bemerkt sei aber, daß dann, wenn der Vorversuch einen zureichend normalen Gang des Bewegungsverlaufs ergeben hatte, dieser in der Regel auch weiterhin eingehalten wurde.

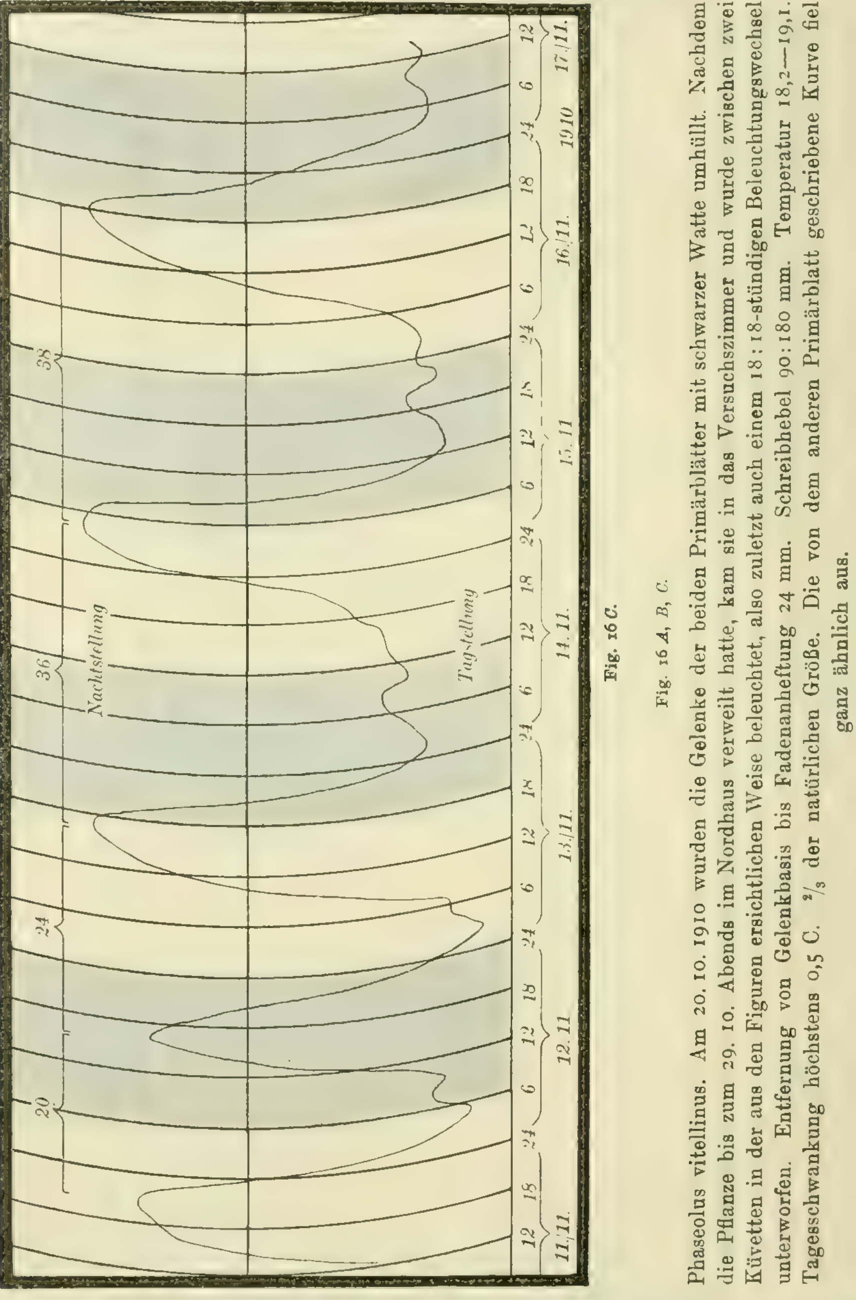


Fig. 16 C.

Fig. 16 *A*, *B*, *C*.

Phaseolus vitellinus. Am 20. 10. 1910 wurden die Gelenke der beiden Primärblätter mit schwarzer Watte umhüllt. Nachdem die Pflanze bis zum 29. 10. Abends im Nordhaus verweilt hatte, kam sie in das Versuchszimmer und wurde zwischen zwei Küvetten in der aus den Figuren ersichtlichen Weise beleuchtet, also zuletzt auch einem 18:18-stündigen Beleuchtungswechsel unterworfen. Entfernung von Gelenkbasis bis Fadenanheftung 24 mm. Schreibhebel 90:180 mm. Temperatur 18,2—19,1. Tagesschwankung höchstens 0,5 C. $^2/_3$ der natürlichen Größe. Die von dem anderen Primärblatt geschriebene Kurve fiel ganz ähnlich aus.

Übrigens wurde stets während der Versuchszeit kontrolliert, ob die Abweichungen sich in solchen Grenzen hielten, daß dadurch in der geschriebenen Kurve keine wesentlichen Störungen entstanden.

Wie schon erwähnt führen die umhüllten Gelenke, ebenso wie die freien Gelenke, auch in künstlicher Beleuchtung bei tagesperiodischem Wechsel Schlafbewegungen aus, die in beiden Fällen mit der Verlegung der Beleuchtungszeit eine entsprechende Verschiebung erfahren. Das ergibt sich aus den Kurven Fig. 14 B und 15 B, die von den beiden Primärblättern desselben Individuums geschrieben wurden, während das Gelenk des einen Blattes (14 B) verdunkelt, das des anderen (15 B) nicht umhüllt war. Wie man sieht, vollzog sich die Verschiebung der Bewegungsphasen bei beiden ungefähr gleichschnell, als die bisherige Beleuchtungszeit von 6—18 Uhr (mit Zwischenschaltung einer 24 stündigen Beleuchtungszeit am 16. 7.) auf 18—6 Uhr verlegt wurde. Einen analogen Erfolg zeigt Fig. 16 A, wo am 30. 10. eine Verschiebung der Beleuchtungszeit um 12 Stunden herbeigeführt wurde. Während in diesen Versuchen mit 4 Stück 25 kerzigen Tantallampen beleuchtet wurde, kamen in dem durch die Fig. 25 A wiedergegebenen Experiment vier zehnkerzige Kohlenfadenlampen in Verwendung. Doch auch bei diesem Licht wurde mit der Veränderung der Beleuchtungszeit eine synchrone Verlegung der Bewegungsphasen erzielt. Wenn diese Verschiebung dabei vielleicht etwas zögernder verlief, so kann das nicht überraschen, da bei Anwendung einer schwächeren Beleuchtung ein derartiges Verhalten auch bei einem freien Gelenke zu erwarten ist. Übrigens wird, wie bei den freien, so auch bei den umhüllten Gelenken durch einen 18 : 18-stündigen Beleuchtungswechsel ein dementsprechender Bewegungsgang hervorgerufen (Fig. 16 C.). (Über freie Gelenke vgl. Pfeffer, l. c. 1907, p. 357 u. Fig. 25.)

Aus unseren Erfahrungen ergibt sich also, daß durch die von der Lamina ausgehenden Einflüsse nicht nur der Eintritt der Dunkelstarre vermieden, sondern daß dadurch auch bei Beleuchtungswechsel die tagesperiodische Bewegungstätigkeit in dem verdunkelten Gelenk dirigiert wird. (Pfeffer, l. c. 1911, p. 278 und diese Arbeit § 10[1].) Jedoch reagiert die Pflanze in solcher Weise auch dann auf Beleuchtungswechsel, wenn nur das Gelenk dem Licht zugänglich, die Lamina aber und alle übrigen Teile dauernd verdunkelt sind. (Es wurde das erreicht indem nach p. 9 verfahren, das Gelenk aber nicht mit schwarzer Watte umgeben wurde.)

1) Dieser Erfolg wird auch erreicht, wenn, abgesehen von der zum Gelenk gehörenden Lamina, alle übrigen Teile der Pflanze verdunkelt sind.

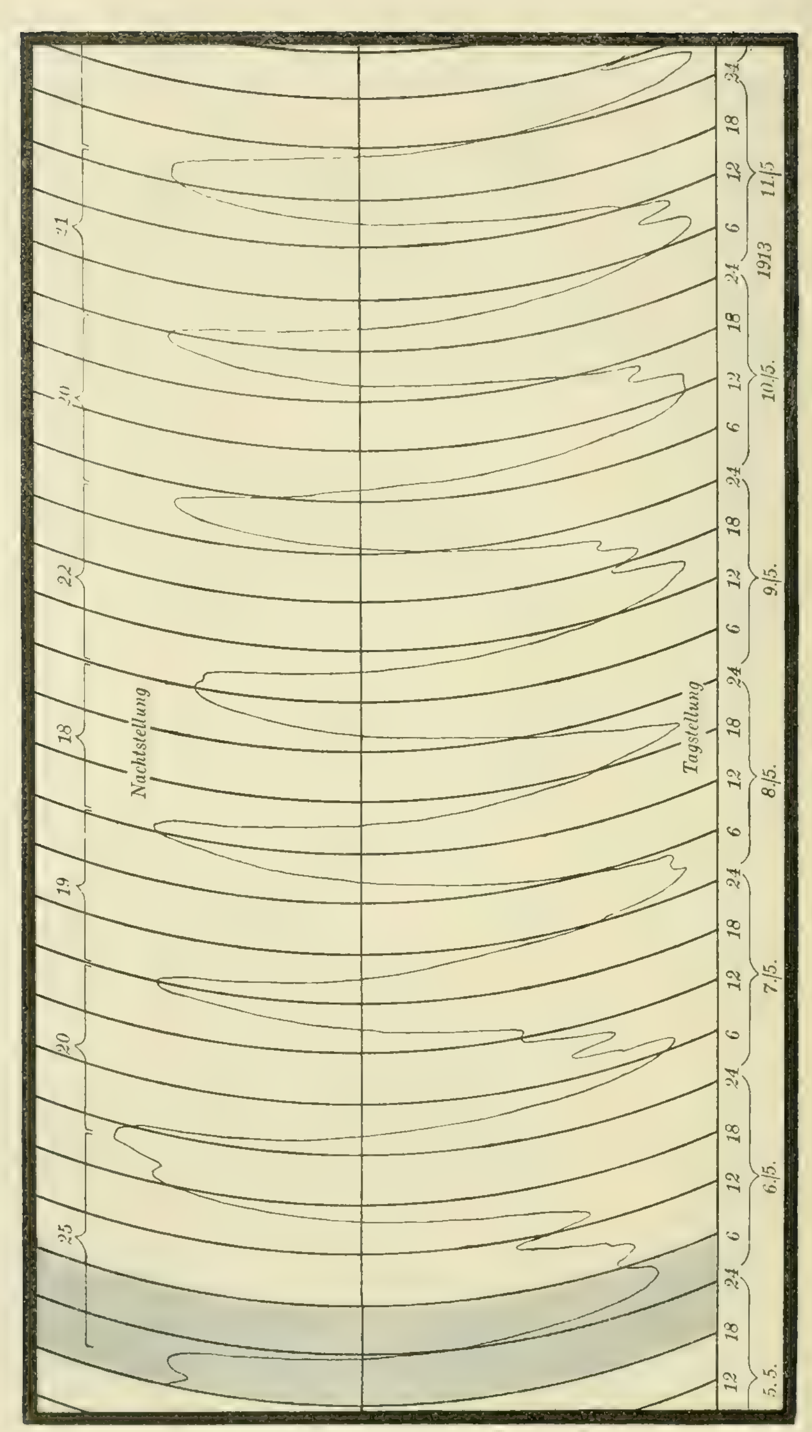

Nachtstellung
Tagstellung
1913
5./5.
6./5.
7./5.
8./5.
9./5.
10./5.
11./5.
12 18 24 6 12 18 24 6 12 18 24 6 12 18 24 6 12 18 24 6 12 18 24 6 12 18 24
25
20
19
18
22
20
21

Fig. 17 A.

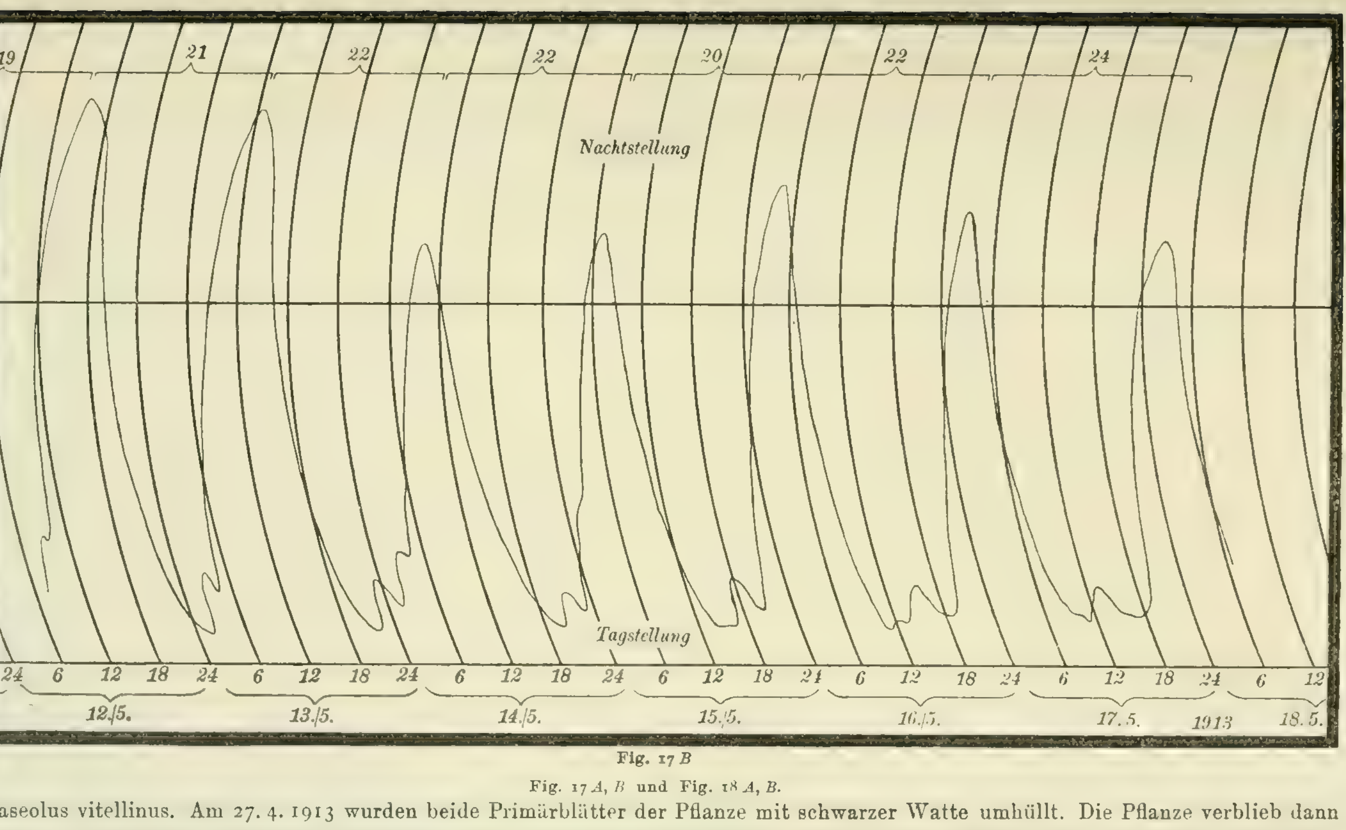


Fig. 17 *B*

Fig. 17 *A*, *B* und Fig. 18 *A*, *B*.

Phaseolus vitellinus. Am 27. 4. 1913 wurden beide Primärblätter der Pflanze mit schwarzer Watte umhüllt. Die Pflanze verblieb dann bis zum 5. 5. Abends im Nordhaus, worauf sie in dem Versuchszimmer zwischen zwei Küvetten aufgestellt und nach einer 12stündigen Verdunklung mit 4 Stück 10kerzigen Kohlenfadenlampen dauernd beleuchtet wurde. Der Versuch wurde bis zum 24. 5. fortgesetzt, jedoch sind die in der dritten Woche geschriebenen Kurven, die sehr ähnlich ausfielen, nicht mitgeteilt. Entfernung zwischen Gelenkbasis und Fadenanheftung bei Fig. 17 = 25 mm, bei Fig. 18 = 26 mm. Schreibhebel 90:180 mm. Temperatur 18,8—20,6 C. Tagesschwankung höchstens 0,5 C. $^{2}/_{3}$ der natürlichen Größe.

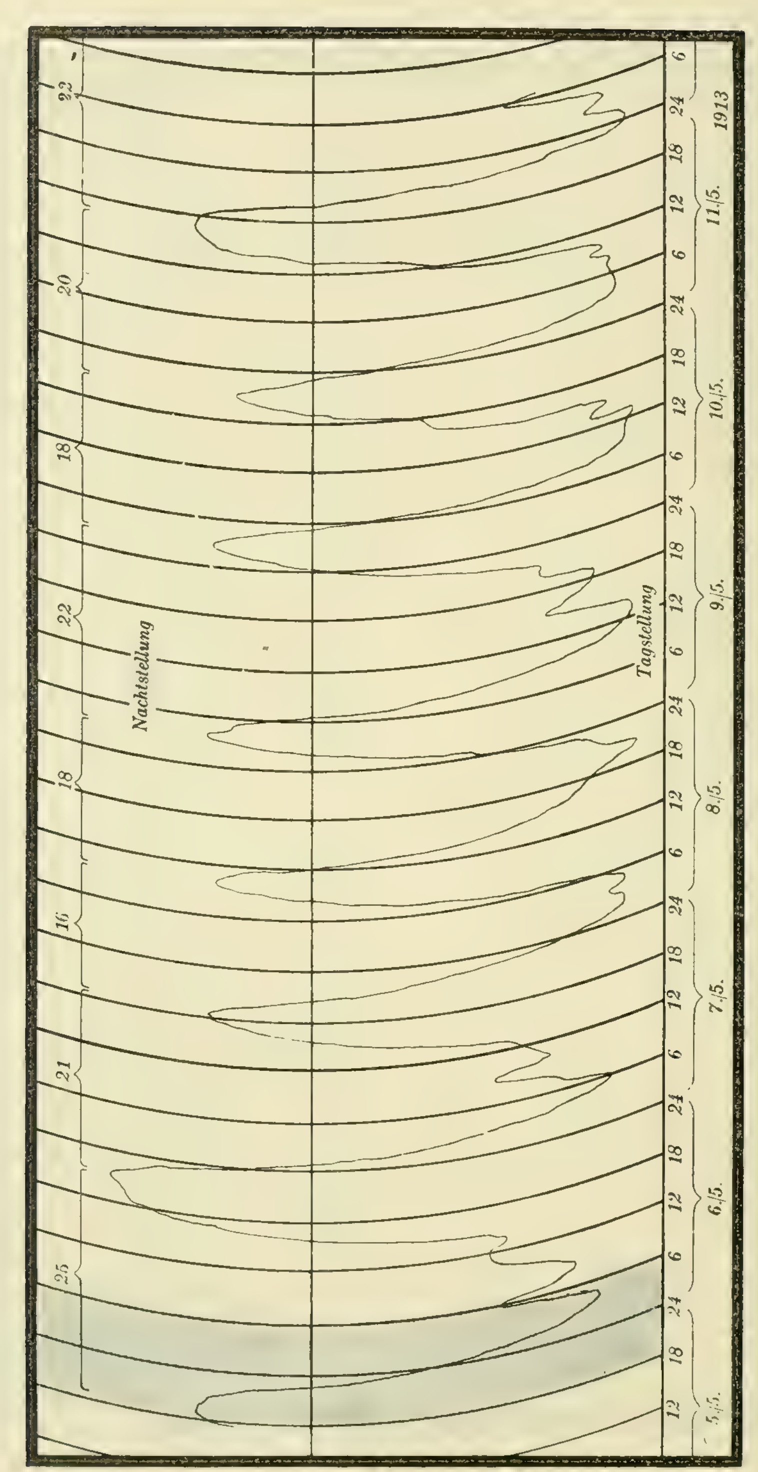

Nachtstellung
Tagstellung
5./5.
6./5.
7./5.
8./5.
9./5.
10./5.
11./5.
1913
12 18 24 6 12 18 24 6 12 18 24 6 12 18 24 6 12 18 24 6 12 18 24 6 12 18 24 6
25
21
16
18
22
18
20
23

Fig. 18 A.

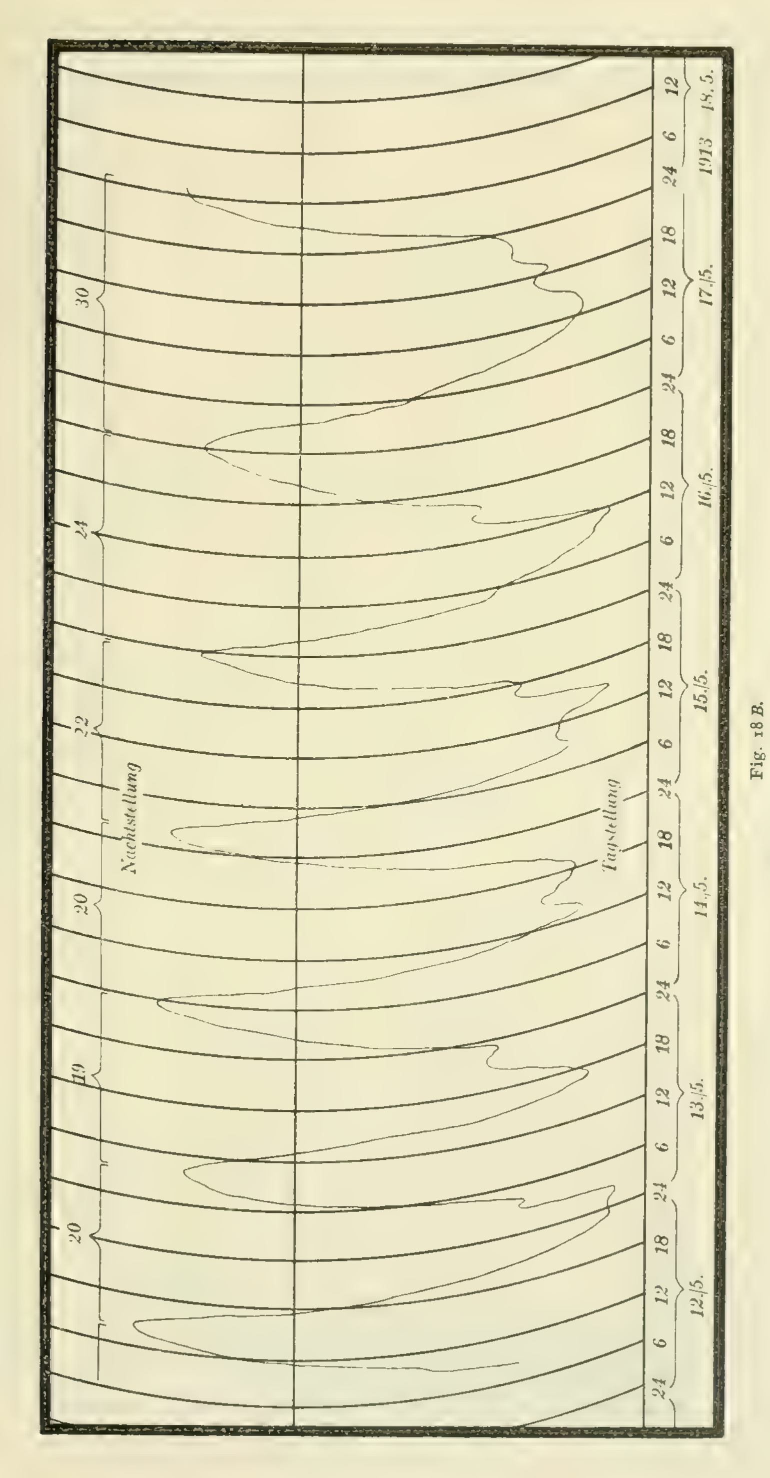


Fig. 18 B.

Figurenerklärung siehe S. 59.

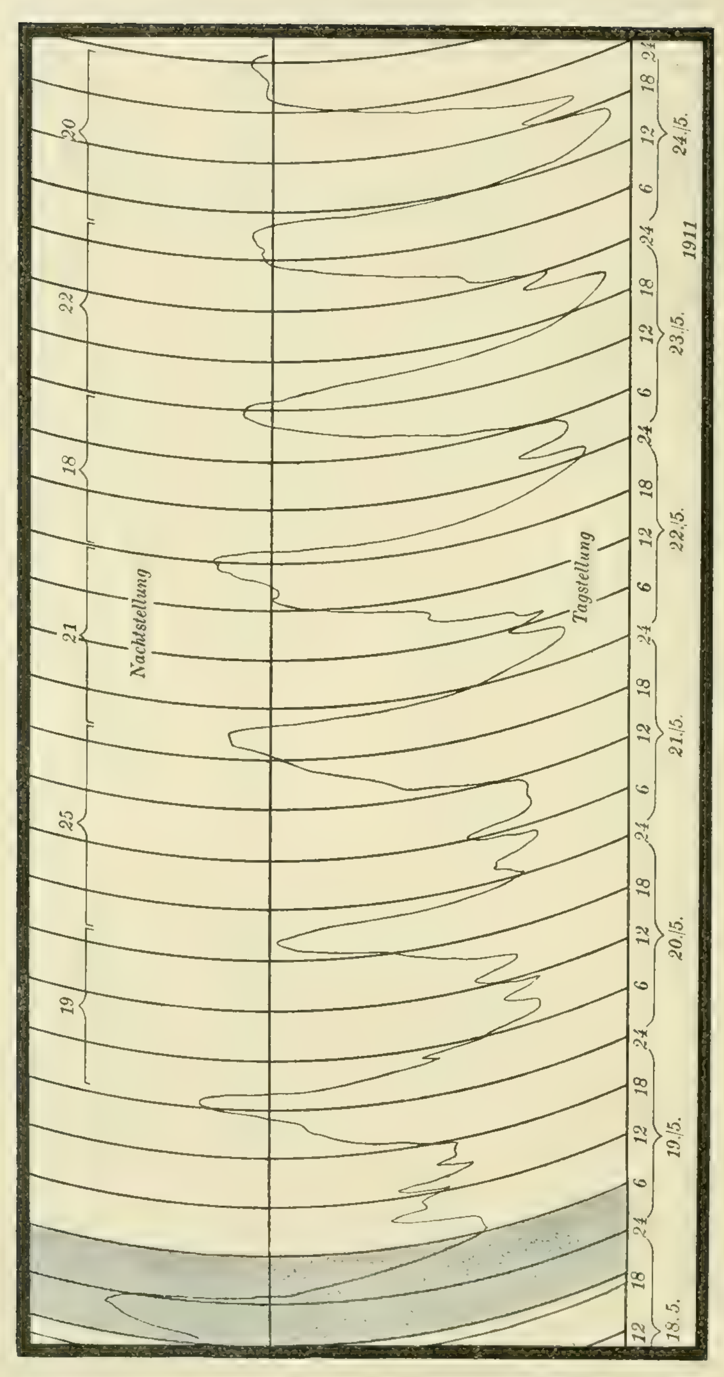


Fig. 19 A.

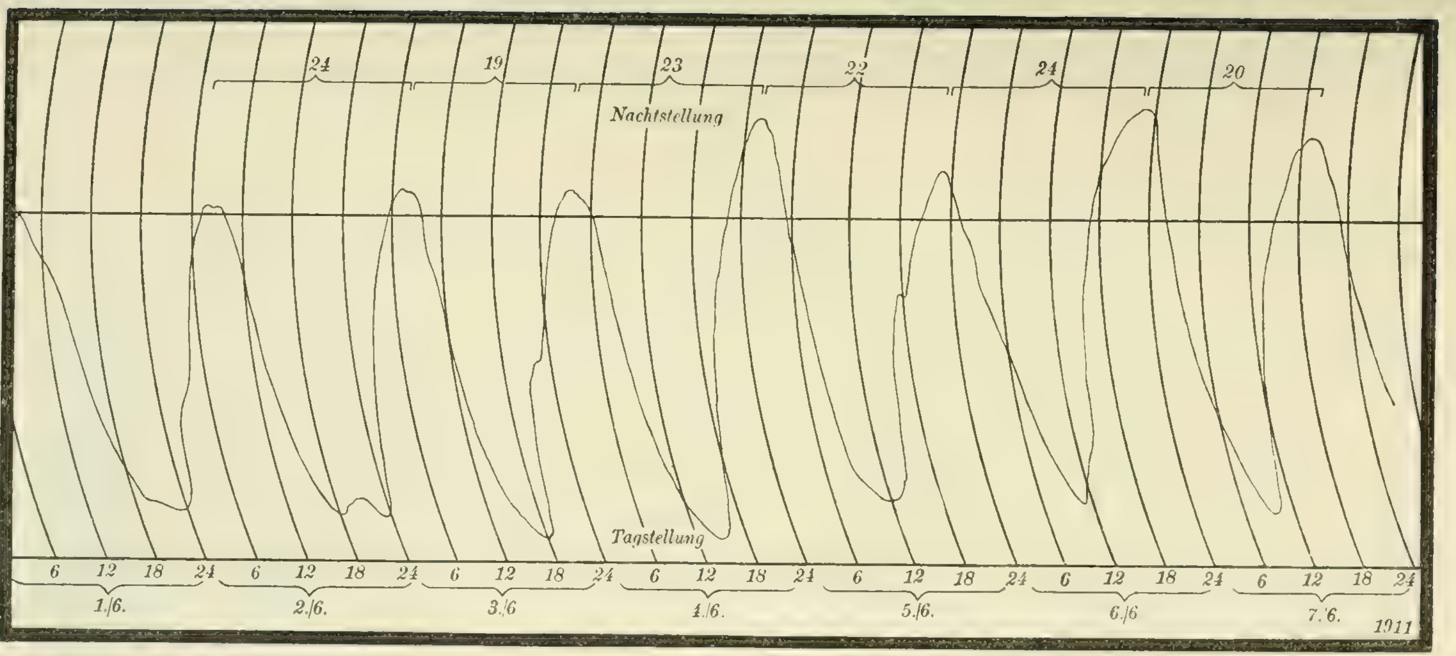


Fig. 19 *B*.

Fig. 19 *A*, *B* und Fig. 20 *A*, *B*.

Phaseolus vitellinus. Die Kurven Fig. 19 wurden von dem Primärblatt mit verdunkeltem Gelenk, die Kurven Fig. 20 von dem anderen Primärblatt geschrieben, dessen Gelenk nicht umhüllt war. Nach der Bandagierung am 12. 5. 1911 verblieb die Pflanze bis zum 18. 5. im Nordhaus, um dann Abends in dem Versuchszimmer unter dem Bassin so aufgestellt zu werden, daß die Versuchsblätter ca 40 cm von den Lampen entfernt waren. Abgesehen von der 12stündigen Verdunklung zu Beginn wurde, unter Anwendung von 4 Stück 32kerzigen Wolframlampen, dauernd bis zum 1. 6. 8 Morgens beleuchtet. Jedoch ist die vom 25. 5. bis 1. 6. geschriebene Kurve, die übrigens ganz ähnlich ausfiel, hier nicht mitgeteilt. Nachdem dann am 1. 6. 8 Morgens durch Einschaltung eines Widerstandes das Licht auf ungefähr $^1/_8$ der bisherigen Stärke herabgesetzt worden war, wurden bei dieser reduzierten Dauerbeleuchtung die Kurven 19 *B* und 20 *B* geschrieben. Die Entfernung zwischen Gelenkbasis und Fadenanheftung betrug bei dem Blatt mit umhülltem Gelenk 25 mm, bei dem mit freiem Gelenk 22 mm. Schreibhebel 90:180 mm. Temperatur 18,2—19,7 C. Tagesschwankung weniger als 0,5 C. $^2/_3$ der natürlichen Größe.

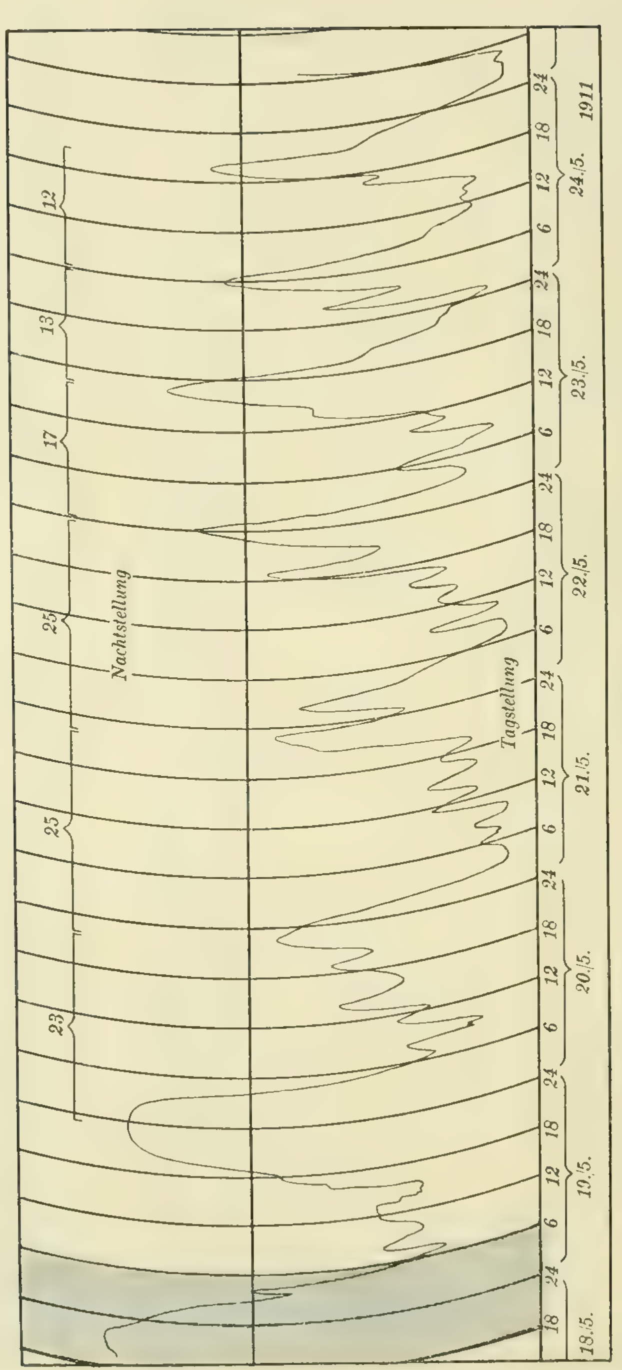

12
13
17
25
25
23
Nachtstellung
Tagstellung
18 24 6 12 18 24 6 12 18 24 6 12 18 24 6 12 18 24 6 12 18 24 6 12 18 24
18./5.
19./5.
20./5.
21./5.
22./5.
23./5.
24./5.
1911

Fig. 20 A.

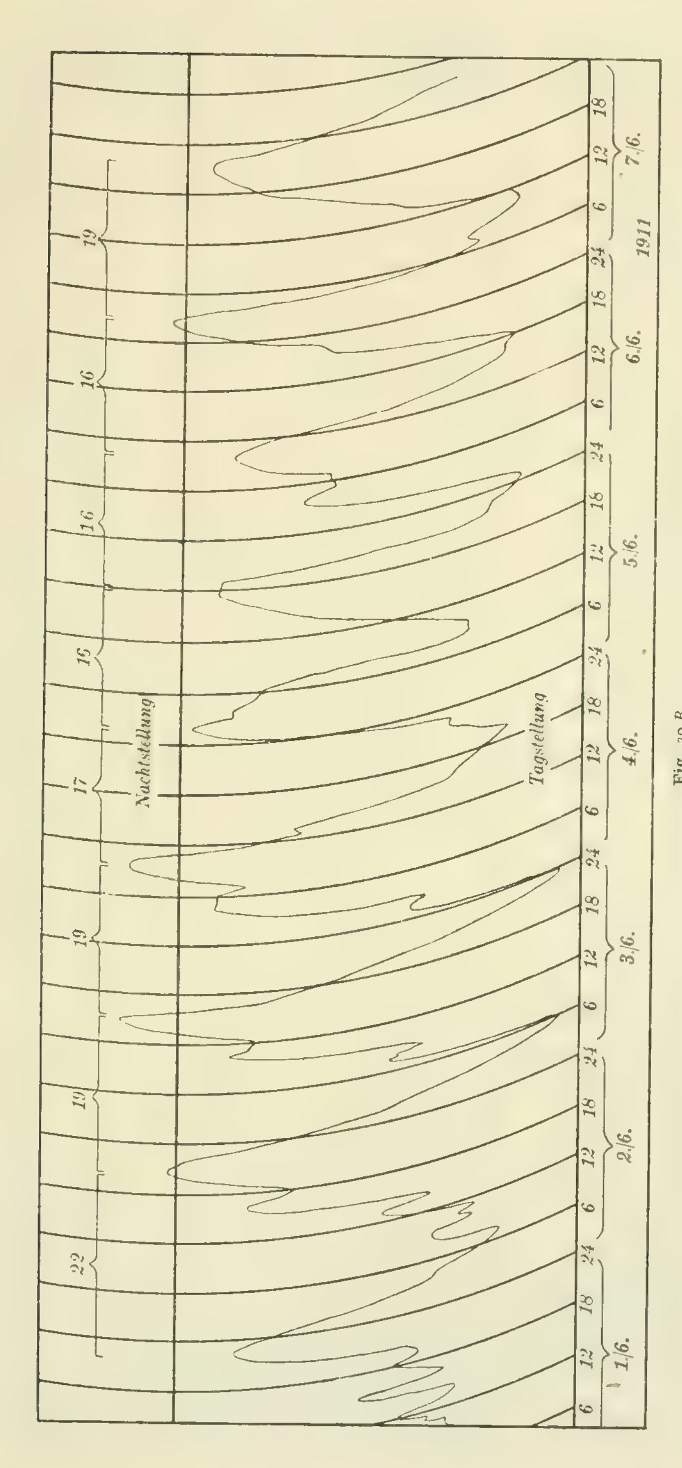


Fig. 20 B.

Figurenerklärung siehe S. 63.

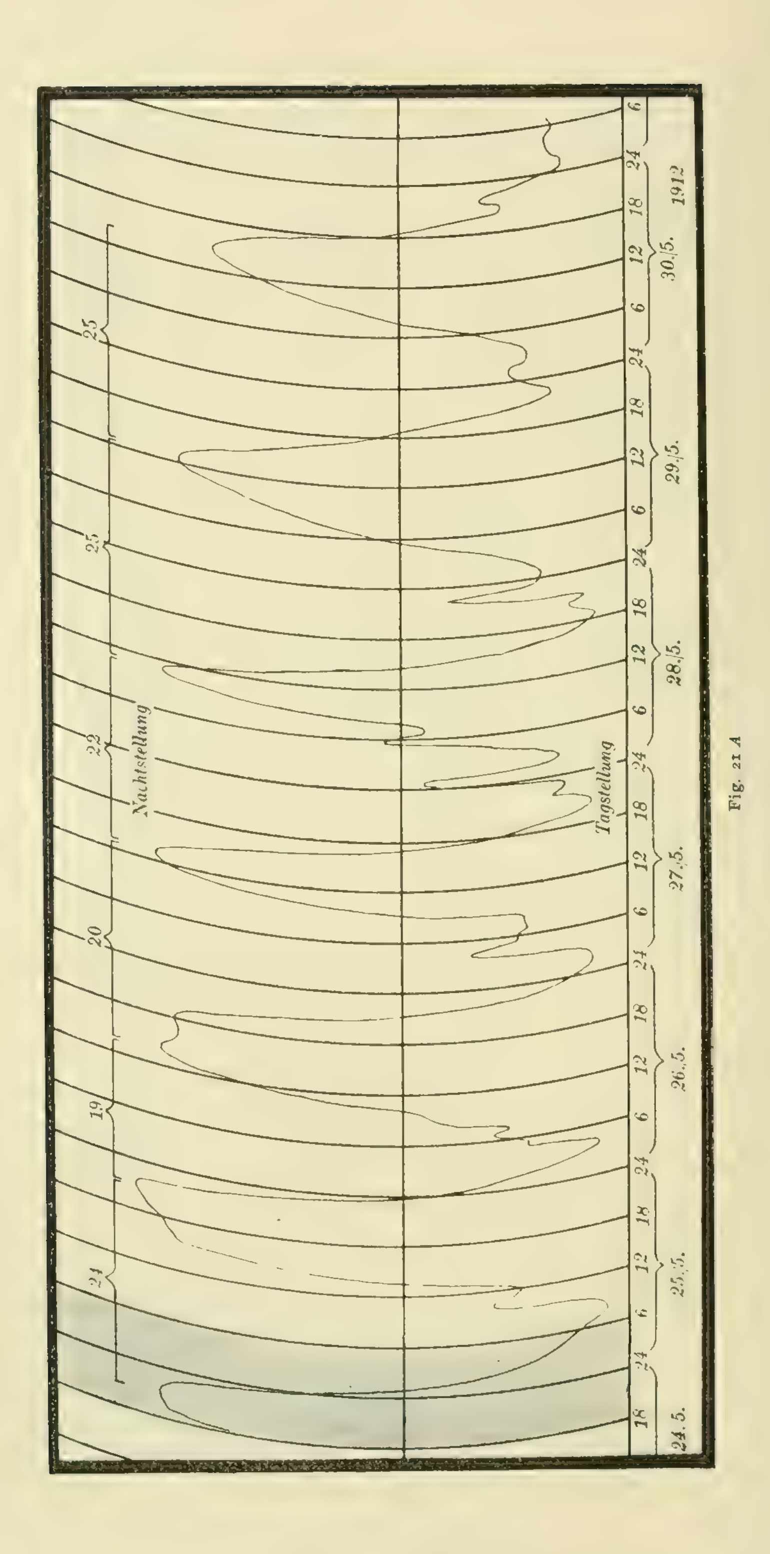

Nachtstellung
Tagstellung
24
19
20
22
25
25
18 24 6 12 18 24 6 12 18 24 6 12 18 24 6 12 18 24 6 12 18 24 6 12 18 24 6
24.5.
25.5.
26.5.
27.5.
28.5.
29.5.
30.5. 1912

Fig. 21 A

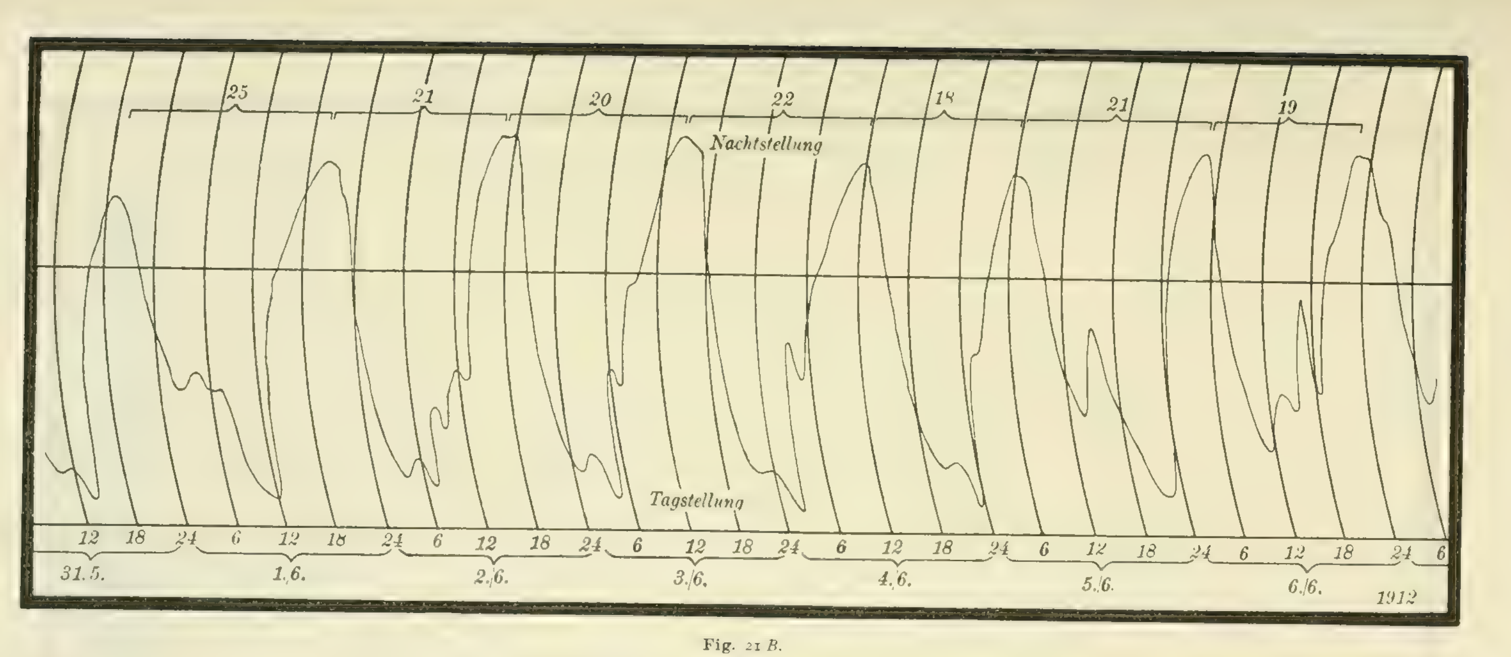


Fig. 21 *B*.

Fig. 21 *A*, *B* und Fig. 22 *A*, *B*

Phaseolus vitellinus. Das Gelenk eines jeden der beiden Primärblätter wurde mit schwarzer Watte umhüllt. Diese Hülle blieb bei dem einen Blatt (Fig. 21) bis zum Schluß des Versuchs, während sie bei dem anderen Blatt (Fig. 22) am 31. 5. Morgens entfernt wurde, so daß bei diesem Blatt die Kurve Fig. 22 *A* bei umhülltem, die Kurve Fig. 22 *B* bei freiem Gelenk geschrieben ist. Bandagiert wurde am 19. 5. 1912. Die inzwischen im Nordhaus gehaltene Pflanze kam am 24 5. Abends in das Versuchszimmer, wo sie zwischen den Küvetten aufgestellt und mit 4 Wolframlampen zu je 50 Kerzen beleuchtet wurde. Entfernung zwischen Gelenkbasis und Fadenanheftung war in beiden Fällen 25 mm. Schreibhebel 90 : 180 mm. Temperatur 18,3—19,4. Tagesschwankungen bis 0,4 C. 2/3 der natürlichen Größe.

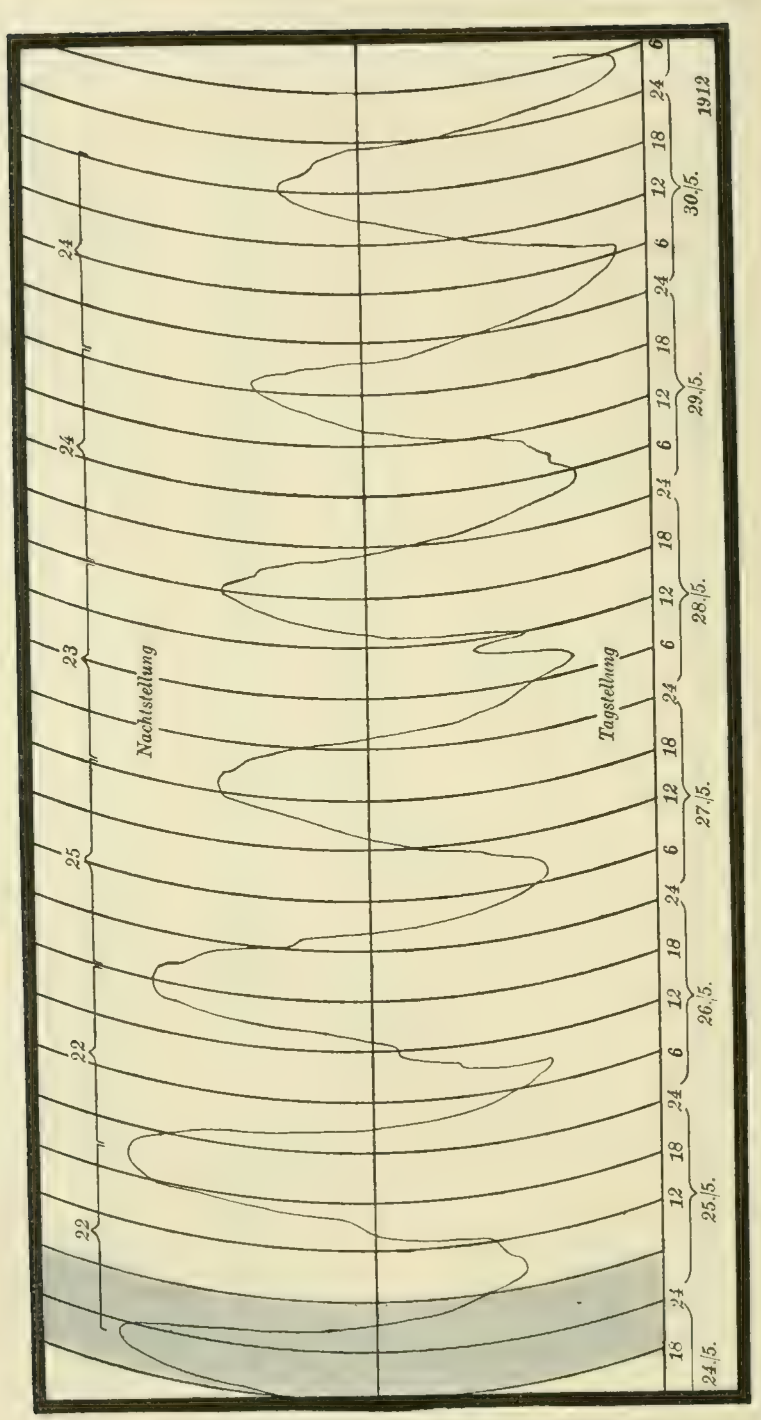


Fig. 22 A

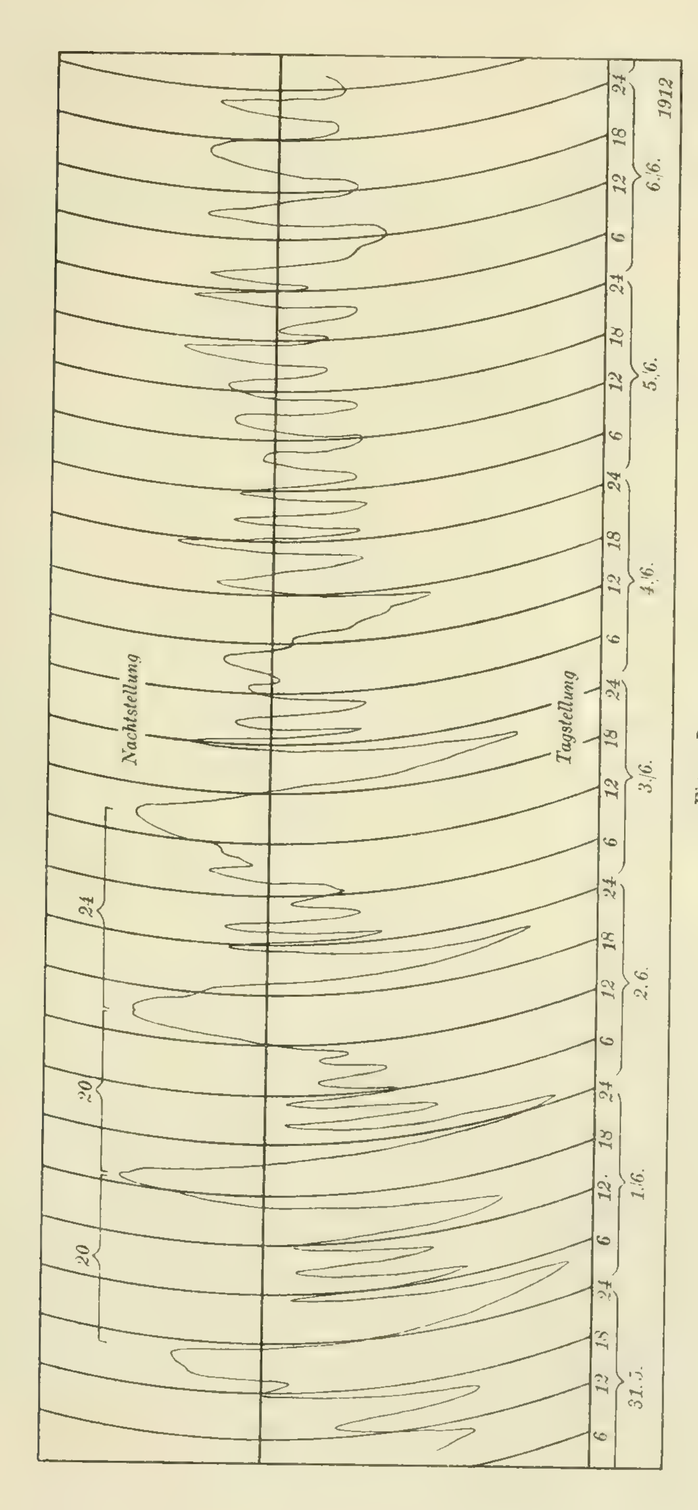


Fig. 22 *B.*

Figurenerklärung siehe S. 67.

Da die Versuche bei künstlicher Beleuchtung in einem konstant temperierten Raum ausgeführt wurden, so folgt, daß die besprochenen Resultate ohne Mitwirkung von Temperaturschwankungen zu Stande kamen, die sich freilich bei den im Nordhaus angestellten Experimenten im allgemeinen in einem tagesperiodischen Rhythmus wiederholten. Übrigens wird noch speziell nachgewiesen werden, daß die fraglichen Erfolge durch den Lichtwechsel allein erzielbar sind (p. 81). Außerdem ist bereits (p. 7) darauf hingewiesen worden, daß durch die Wattehülle ein so guter Lichtabschluß bewirkt wird, daß der Beleuchtungswechsel direkt eine merkliche Reizwirkung auf das Gelenk nicht ausüben kann. Das geht auch daraus hervor, daß bei den Blättern von Phaseolus sich die Dunkelstarre ziemlich bald auch schon in einer ganz schwachen Beleuchtung einstellt, in der das Wynnepapier erst im Lauf von zehn Stunden eine erhebliche Schwärzung erfährt.

Während die Blätter von Phaseolus im tagesperiodischem Beleuchtungswechsel bei freiem und umhülltem Gelenk eine ähnliche Bewegungstätigkeit zeigen, arbeiten sie bei Dauerbeleuchtung wesentlich verschieden. Denn unter diesen Umständen führen die Blätter mit freiem Gelenk kurzperiodische,[1]) diejenigen mit verdunkeltem Gelenk aber tagesperiodische Bewegungen von ansehnlicher Amplitude aus. Letzteres ist aus den Fig. 17 A, B, 18 A, B, 19 A, B, 21 A, B und 16 B zu ersehen. Unter diesen geben die Fig. 17 A, B und 18 A, B die Kurven wieder, welche bei umhüllten Gelenken von den beiden Primärblättern desselben Individuums geschrieben wurden. Aber auch die übrigen Versuche, bei denen, wie die Figurenerklärungen zeigen, teilweise etwas andere Bedingungen herrschten oder nur das Gelenk eines der beiden Primärblätter verdunkelt war, ergaben ein analoges Resultat. Sofern aber nur das Gelenk eines Primärblatts verdunkelt ist, führt allein dieses tagesperiodische, das andre Blatt mit beleuchtetem Gelenk aber die üblichen kurzperiodischen Bewegungen aus. (Fig. 23, 15 A., sowie l. c. 1907, p. 346.) Diese treten also an Stelle der bisherigen tagesperiodischen Bewegungen, wenn bei Fortbestand der Dauerbeleuchtung die das Gelenk umgebende Watte entfernt wird, wie das aus dem in Fig. 22 wiedergegebenen Versuch zu ersehen ist, bei dem die Watte-

1) Vgl. Fig. 22 B vom 3. 6. 1912 an, Fig. 15 A, sowie Pfeffer, l. c. 1907, p. 346 Fig. 22 vom 23. 11. — 26. 11.

hülle am Morgen des 31. 5 abgenommen wurde (vgl. die Figurenerklärung). Diese Modifikation der Tätigkeit übte aber keinen auffälligen Einfluß auf das opponierte Primärblatt aus, dessen Gelenk verdunkelt blieb und das, wie die Fig. 21 A und B zeigen, die bisherige tagesautonomische Tätigkeit unverändert fortsetzte. Daß nach der Entfernung der Wattehülle die bisherige tagesperiodische Bewegung allmählich in die den neuen Bedingungen entsprechende kurzperiodische Bewegung übergeht (Fig. 22 B) kann nicht überraschen, da ein derartiges Ausklingen z. B. auch eintritt, wenn Blätter mit freien Gelenken, die bis dahin in einem tagesrhythmischen Beleuchtungswechsel Schlafbewegungen ausführten, in Dauerbeleuchtung kommen (vgl. PFEFFER, l. c., 1907, p. 347, Fig. 22 B). Ist bei diesem Versuche aber das Gelenk des einen Primärblattes mit Watte umhüllt, so wird dieses in der Dauerbeleuchtung seine bisherigen tagesperiodischen Bewegungen fortsetzen.

Nach dem Mitgeteilten tritt also infolge der Lichtentziehung in dem Gelenk eine Zustandsänderung (ein Stimmungswechsel) ein, die zur Folge hat, daß die diesen neuen konstanten Außenbedingungen entsprechende selbstregulatorische (autonome) Tätigkeit tagesperiodische Bewegungen herbeiführt, während bei dem beleuchteten Gelenk die diesen konstanten Außenbedingungen entsprechende Tätigkeit in kurzperiodischen Bewegungen zum Ausdruck kommt (vgl. § 7, 10). Diese Erfolge müssen aber durch eine Veränderung in den dirigierenden (sensorischen) Prozessen, also nicht durch eine Abnahme der Aktionsfähigkeit bedingt sein, da diese im vollen Maße fortbesteht, wie die kurzperiodische Bewegungstätigkeit der dauernd beleuchteten Gelenke beweist, bei der unter Umständen in der Zeiteinheit größere Wegstrecken durchlaufen, also wohl auch größere Arbeitsleistungen vollbracht werden, als bei den tagesautonomischen Bewegungen.[1]) Dieser Stimmungswechsel wird also schon herbeigeführt wenn nur das Gelenk verdunkelt wird, die übrige Pflanze dagegen beleuchtet bleibt. Jedoch vollbringen, wie ROSA STOPPEL zeigte, die Blätter der ganz dunkel gehaltenen Pflanze von Phaseolus multiflorus tagesautonomische Bewegungen dann, wenn sich dieselben unter bestimmten Bedingungen bei Lichtabschluß in einem aktionsfähigen Zustand ent-

1) Vgl. z. B. PFEFFER, l. c. 1907, p. 346 Fig. 22 A, l. c. 1911, p. 253, 283; Diese Arbeit § 9.

wickelt haben (vgl. p. 49). Demgemäß ist anzunehmen, daß bei Versetzung der im Tageswechsel erzogenen Pflanze von Phaseolus in das Dunkele die Schlafbewegungen nur deshalb ausklingen und die Aufnahme tagesautonomischer Bewegungen nur deshalb unterbleibt, weil die Aktionsfähigkeit mit der sich allmählich entwickelnden Dunkelstarre mehr und mehr abnimmt. Jedenfalls wird aber durch die Gesamtheit der Erfahrungen erwiesen, daß die Blätter von Phaseolus die Befähigung zu tagesautonomischen Bewegungen besitzen, daß diese Befähigung aber nur unter bestimmten Bedingungen zur Betätigung kommt.

Nach der Hervorhebung der Hauptpunkte wollen wir nunmehr einige Einzelheiten betrachten und uns dabei zunächst an die tagesautonomischen Bewegungen halten. Auch bei diesen ist natürlich zu beachten, daß bei guter Versuchsanstellung zwar der Charakter der Bewegungen voll hervortreten wird, jedoch aus den schon (p. 52) angeführten Gründen kleine Abweichungen zustande kommen werden. Das gilt auch in Bezug darauf, daß das bandagierte Blatt wohl häufig die in der Nachtstellung angestrebte Lage nicht völlig erreichen wird, weil mit der zunehmenden Senkung der von der zusammengepreßten Watte ausgehende Widerstand mehr und mehr ansteigt (p. 52). Das Blatt befindet sich also in einer analogen Lage wie ein solches das gegen einen Federwiderstand wirkt[1]) und es kann demgemäß auch in unserem Fall nach den Kurven beurteilt werden, ob bei den Schlafbewegungen eine größere Amplitude angestrebt wird, als bei den tagesautonomischen Bewegungen. Tatsächlich besteht in dem in Fig. 16 A u. B wiedergegebenen, mit einem verdunkelten Gelenk ausgeführten Versuch hinsichtlich der Amplitude kein wesentlicher Unterschied zwischen den bei einem 12 : 12-stündigen Beleuchtungswechsel erzielten und den bei Dauerbeleuchtung sich anschließenden tagesperiodischen Bewegungen. Dagegen sind bei den Figuren 17 A, 18 A, 19 A, 21 A, 22 A die Ausschläge der tagesautonomischen Bewegungen etwas geringer, als die der Schlafbewegungen, welche die Blätter zuvor am Tageswechsel ausführten und die sich wieder einzustellen pflegen, wenn an Stelle der Dauerbeleuchtung wiederum ein tagesperiodischer Beleuchtungs-

---

1) PFEFFER, l. c. 1911, p. 165, 252. — Da sich die durch den Widerstand verursachte Reduktion der realen Blattbewegungen nicht voraussehen läßt, so kann bei Einhaltung gleicher Bandagierung und Vergrößerung die registrierte Bewegungsamplitude verschieden groß ausfallen.

wechsel eingeführt wird.[1]) Dieses Verhalten scheint nach den mir vorliegenden, ohne spezielle Rücksicht auf diese Fragen angestellten Versuchen die Regel zu sein. Übrigens ist es wohl möglich, daß fernere Studien Beispiele dafür liefern werden, daß die Amplitude der tagesautonomischen Bewegungen immer oder unter bestimmten Bedingungen ansehnlicher hinter der Amplitude der Schlafbewegungen zurückbleibt.

Wir wollen hier nicht die Gestaltung der Kurven, sowie auch nicht die mutmaßlichen Gründe besprechen, die es bedingen dürften, daß die von zwei opponierten Primärblättern geschriebenen und sogar die aufeinanderfolgenden tagesautonomischen Bewegungsgänge desselben Blattes, bei voller Gleichheit der Außenbedingungen, gewisse Verschiedenheiten bieten können. Einleuchtend ist es u. a., daß eine bleibende Zunahme der Bewegungsamplitude auftreten kann, wenn ein Teil der von der Watte ausgehenden Widerstände durch die Bewegungsenergie des Gelenks plötzlich oder mit der Zeit dauernd beseitigt wird. Ferner ist leicht zu verstehen, warum die Amplitude der tagesautonomischen Bewegungen mit zunehmendem Alter der Objekte schließlich etwas abzunehmen pflegt, da gleiches auch bei den normalen Schlafbewegungen häufig eintritt. Immerhin zeigen z. B. die Kurven Fig. 19 und 16, daß die Bewegungstätigkeit der umhüllten Gelenke nach dreiwöchentlicher Versuchsdauer noch nicht wesentlich zurückgegangen war. Auch sei nur beiläufig bemerkt, daß, wie es auch Stoppel[2]) fand, bei den tagesautonomischen Bewegungen die kleinen sekundären Oszillationen im allgemeinen geringer auszufallen pflegen als bei den normalen Schlafbewegungen,[3]) bei denen sie übrigens teilweise durch den Wechsel der Außenbedingungen veranlaßt werden dürften (§ 10). Indes kommt es gelegentlich vor, daß diese sekundären Oszillationen ansehnlicher hervortreten, wie das bei der Kurve Fig. 21 A der Fall ist.

Was nun den Rhythmus der tagesautonomischen Bewegungen anbelangt, so zeigen die in den Fig. 14 A u. B, 11 B, 17 A u. B, 18 A u. B, 19 A u. B. 21 A u. B, 22 A mitgeteilten Kurven, daß das Zeitinter-

---

1) Es ist aber zu beachten, daß bei dem weit gesenkten Blatt einem geringen Ausschlag der Schreibspitze eine verhältnismäßig große Winkelbewegung des Blatts selbst dann entsprechen kann, wenn dafür gesorgt ist, daß sich der Verbindungsfaden nicht dem Blatt anlegt. Pfeffer, l. c. 1907, p. 278.

2) R. Stoppel, Bericht d. Botan. Gesellsch. 1912, Generalversammlg. p. (32).

3) Vgl. Pfeffer, l. c. 1907, p. 344, Fig. 21, p. 346, Fig. 22 A.

vall zwischen zwei aufeinander folgenden maximalen Senkungen des Blattes sich zwischen 18—26 Stunden bewegt. Diese Intervalle ergeben aber auch bei demselben Blatt Differenzen, die sogar die oben genannten Maximalwerte erreichen können (vgl. Fig. 21 A u. B). Immerhin kann man sagen, daß die tagesautonomischen Bewegungen in unseren Versuchen annähernd einen tagesperiodischen Rhythmus einhalten, wobei man den Eindruck hat, daß dieser häufiger etwas kürzer als 24 Stunden ausfällt.

Ich muß es dahin gestellt sein lassen, ob dann, wenn jedwelche Störung durch äußere Widerstände, Blattwendungen usw. ausgeschlossen wäre, der Rhythmus gleichartiger ausfallen würde, oder ob schon die selbstregulatorische Lenkung der Tätigkeit nicht exakter arbeitet. Ob R. Stoppel (l. c., p. 31) bei den im Dunkeln aktionsfähig erzogenen Blättern von Phaseolus multiflorus geringere Abweichungen beobachtete, läßt sich nicht beurteilen, da nur gesagt wird, daß diese Blätter eine ungefähr tagesperiodische Periodizität zeigten. Übrigens ist nicht zu vergessen, daß eine jede autonome Bewegungstätigkeit bei der Überführung in andere konstante Außenbedingungen in spezifisch verschiedener Weise modifiziert wird.[1]) Es gilt demgemäß das Gesagte auch nur für die gebotenen Versuchsbedingungen, bei denen u. a. Beleuchtung mit 200, 130, 100 und 40 Kerzen in Anwendung kam.

Wenn somit die tagesautonomischen Bewegungen verschiedener Blätter von Phaseolus unter gleichen Bedingungen einen ähnlichen Rhythmus einhalten, so ist damit nicht gesagt, daß die Bewegungen aller oder auch nur der beiden primären Blätter eines Individuums synchron verlaufen müssen. Tatsächlich sind bei dem Vergleich der von je zwei opponierten Primärblättern geschriebenen Kurvenpaare (vgl. Fig. 17 A u. B mit 18 A u. B, 21 mit 22 A) neben solcher Synchronie auch erhebliche Abweichungen von dieser zu erkennen, die nicht wohl durch die schon erwähnten Einflüsse und die Versuchsmethodik bedingt sein können. Auch scheint es fraglich, ob die weitgehende Synchronie, die Stoppel[2]) bei den im Dunkeln aktionsfähig erzogenen Blättern desselben Individuums von Phaseolus multiflorus fand, unter allen Umständen vorkommt. Da ich indes diese und die hiermit verknüpften Fragen nicht verfolgte,

1) Pfeffer, l. c. 1907, p. 462 und diese Arbeit § 10.
2) R. Stoppel, l. c. 1912, p. (32).

so mag hier auf einige späterhin (§ 11) anzustellende allgemeine Betrachtungen verwiesen sein.

Wie schon mitgeteilt ist, werden von den im Dauerlicht befindlichen freien Gelenken kurzperiodische Bewegungen von geringerer, doch verschiedener Amplitude ausgeführt, die häufig nicht gleichmäßig verlaufen und selbst bei den beiden gleichbehandelten Primärblättern desselben Individuums erhebliche Abweichungen bieten können.[1]) In Übereinstimmung mit meinen früheren Untersuchungen beobachtete ich auch neuerdings, daß ein Hin- und Hergang häufig 3—6 Stunden, jedoch öfters auch eine längere Zeit benötigt, die ich jetzt sogar gelegentlich bis auf zwölf Stunden ausgedehnt fand. Derartige Verhältnisse wurden aber auch dann beobachtet, wenn die Gelenke sämtlicher Blätter einer Pflanze voll beleuchtet waren, während anderseits die kurzperiodische Tätigkeit da, wo das Gelenk des anderen Blattes verdunkelt war, zeigt, daß die Wechselwirkung mit diesem keinen ansehnlichen Einfluß auf die Bewegungstätigkeit des beleuchteten Gelenks ausübt (p. 70 und § 11).

In wie weit derartige und andere Verschiedenheiten von individuellen Eigenschaften oder von den obwaltenden Bedingungen abhängen, habe ich auch diesmal nicht zu ermitteln gesucht. Beachtet man aber, daß die im Dunkeln aktionsfähig erzogenen Blätter tagesautonomische Bewegungen ausführen (p. 49), so wird man sich fragen müssen, ob bei genügender Dämpfung der Beleuchtung eine Verlängerung des Bewegungstempos eintritt. Derartiges scheint bei Rückgang der Beleuchtungen von (zusammen) 200 auf 40 Kerzen nicht der Fall zu sein. Dagegen scheint in dem in der Fig. 20 wiedergegebenen Versuch die Reduktion der Beleuchtung von zusammen 128 Kerzen auf 16 Kerzen eine gewisse Verlängerung des Bewegungsrhythmus zur Folge gehabt zu haben (vgl. die Figurenerklärung). Ich möchte indes auf diesen einzelnen Versuch nicht viel Wert legen und will noch bemerken, daß bei derartigen Experimenten ein deutlicher Erfolg dann nicht hervortreten wird, wenn bei der nötigen Lichtdämpfung sich Dunkelstarre einstellt. Übrigens ist auch für die im Dunkeln bewegungstätig bleibenden Blüten von Calendula arvensis noch nicht ermittelt, bei welcher Lichtreduktion die bei voller Dauerbeleuchtung ausgeschaltete tagesautonomische Bewegung aufgenommen wird (p. 46).

1) Pfeffer, l. c. 1907, p. 350, 457. Diese Arbeit p. 70. Vgl. Fig. 22 B, 15 A, 20 A, sowie Pfeffer, l. c. 1907, Fig. 22 (p. 346), Fig. 23 (p. 352).

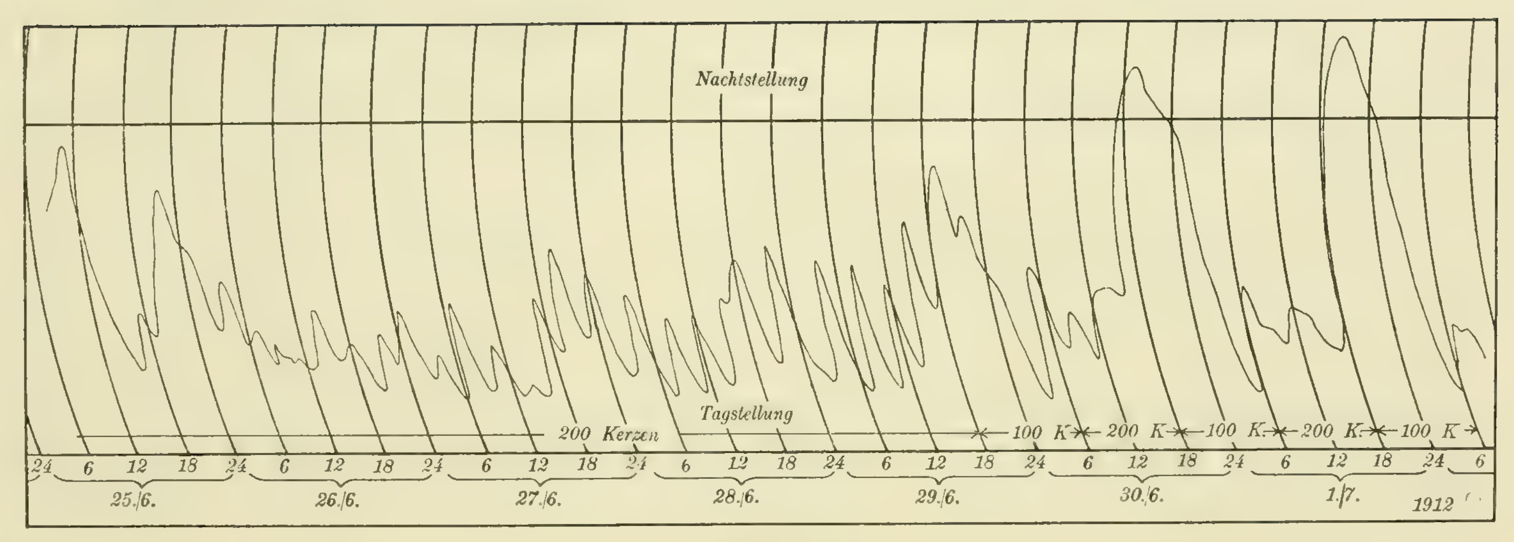


Fig. 23.

Phaseolus vitellinus. Die Pflanze, bei der Gelenke und Lamina ganz frei waren, wurde am 20. 6. 1912 Abends zwischen 2 Küvetten in dem Versuchsraum aufgestellt und mit 4 Stück 50kerzigen Wolframlampen dauernd beleuchtet. Als dann die Tagesbewegungen im Ausklingen begriffen waren, begann das Schreiben der hier mitgeteilten Kurve. Dabei war die Pflanze weiterhin mit zusammen 200 Kerzen beleuchtet, bis vom 29. 6. 6 Abends ab die Beleuchtung in einem 12 : 12-stündigen Rhythmus abwechselnd auf 100 Kerzen herabgesetzt wurde. Es geschah dies in der früher (Pfeffer, l. c., 1907, p. 299) angegebenen Weise dadurch, daß nach der üblichen automatischen Unterbrechung die Lampen noch durch eine Nebenleitung mit Strom versorgt wurden, der mittels eines Rheostaten so reguliert war, daß die Leuchtkraft nach photometrischer Bestimmung auf ungefähr die Hälfte zurückging. Entfernung zwischen Gelenkbasis und Fadenanheftung 22 mm. Schreibhebel 90 : 180 mm. Temperatur 19,8—20,8 C. Tagesschwankungen höchstens 0,4 C. $^2/_3$ der natürlichen Größe. — Das andere Primärblatt ergab eine ähnliche Kurve.

Mit dem Nachweis, daß die Blätter von Phaseolus zu autonomen, tagesperiodischen Bewegungen befähigt sind, ist noch nicht die Bedeutung und die Beteiligung dieser bei dem Zustandekommen der Schlafbewegungen aufgeklärt. Denn da die tagesautonomischen Bewegungen nur bedingungsweise auftreten, so erscheint es möglich, daß dieselben bei der Erzielung von Schlafbewegungen durch tagesperiodische, photonastische Reizungen immer oder unter bestimmten Umständen gar nicht in Aktion treten. Da aber gerade bei den Blättern von Phaseolus ein Einblick in diese Verhältnisse schwer zu gewinnen ist, so ist es geboten, die Sachlage späterhin im Zusammenhang mit den Erfahrungen an anderen Objekten zu beleuchten (§ 9). Demgemäß soll auf die in Frage kommenden Beziehungen an dieser Stelle nur soweit eingegangen werden, als es zum Verständnis einiger hier mitzuteilenden Tatsachen notwendig ist.

Den uns entgegentretenden Schlafbewegungen läßt sich ja nicht ansehen, ob sie mit oder ohne Betätigung der tagesautonomischen Befähigung zustande kommen, so daß wir zunächst auch nicht wissen, ob diese, die ja bei Dauerbeleuchtung latent bleibt, bei einer jeden Verdunklung oder bei der tagesperiodischen Wiederholung von Erhellen und Verdunkeln aktiviert wird. Auch vermögen wir derzeit noch nicht Bedingungen herzustellen, unter denen die Schlafbewegungen fortdauern, die tagesautonomischen Bewegungen aber mit Sicherheit ausgeschaltet bleiben. So kann man auch nicht behaupten, daß solches Aushalten gelingt, wenn man, wie es in einem Versuch (Fig. 23) geschah, die Beleuchtung mit zusammen 200 Kerzen in tagesperiodischem Rhythmus auf 100 Kerzen, d. h. auf einen Wert herabsetzt, in dem, bei Kontinuität der Beleuchtung, die tagesperiodische Befähigung nicht zur Betätigung kommt. Sollte diese Betätigung aber bei diesem Beleuchtungswechsel unterbleiben, so würde daraus allerdings mit ziemlicher Sicherheit zu entnehmen sein, daß die Mitbeteiligung der tagesautonomischen Bewegungstätigkeit zur Erzielung der vollen Schlafbewegungen nicht nötig ist, da diese durch die periodische Herabsetzung der Beleuchtung von 200 auf 100 Kerzen ebenso ansehnlich hervorgerufen werden, wie durch den tagesperiodischen Wechsel von Dunkelheit und 100 kerziger Beleuchtung. Diese Schlußfolgerung ist aber deshalb nicht zwingend, weil es nicht feststeht, daß die tagesautonomischen Bewegungen auch bei der abwechselnden

Beleuchtung mit 200 und 100 Kerzen ausgeschaltet bleiben. Wenn sich aber herausstellen sollte, daß bei geringer Verminderung der 200kerzigen Beleuchtung nur eine kleine, bei stärkerer Reizung dagegen eine entsprechend größere Bewegungsamplitude ausgelöst wird, so würde damit wohl dargetan sein, daß unter diesen Bedingungen die Schlafbewegungen als rein photonastische Erfolge, also ohne Beteiligung der tagesautonomischen Bewegungstätigkeit zustande kommen (vgl. p. 32 u. 94, sowie § 9).

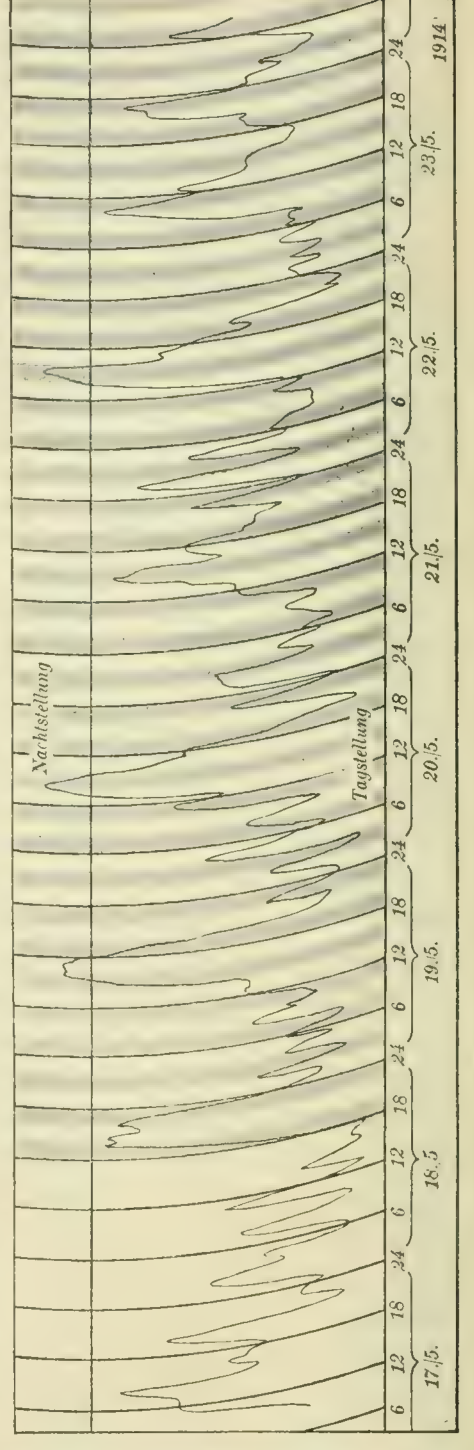


Fig. 24 A.

Da die tagesperiodischen Bewegungen nach der Überführung aus dem Tageswechsel in Dauerbeleuchtung mit allmählich nachlassender Amplitude eine gewisse Zeit auch bei solchen Pflanzen fortdauern, bei denen eine tagesautonomische Bewegungstätigkeit nicht in Betracht kommt (vgl. Albizzia und Flemingia und § 7 u. 10), so kann auf die Existenz einer solchen aus derartigen Erfahrungen nicht geschlossen werden. Bei dem Zusammengreifen dieser Nachbewegungen (so sei generell gesagt vgl. § 10) mit den sich tagesperiodisch wiederholenden photonastischen Wirkungen wird natürlich die Amplitude jener nicht erheblich gesteigert werden können, wenn sie bereits den Maximalwert erreichte, wie das, auch in Bezug auf die tagesautonomischen Bewegungen bei den

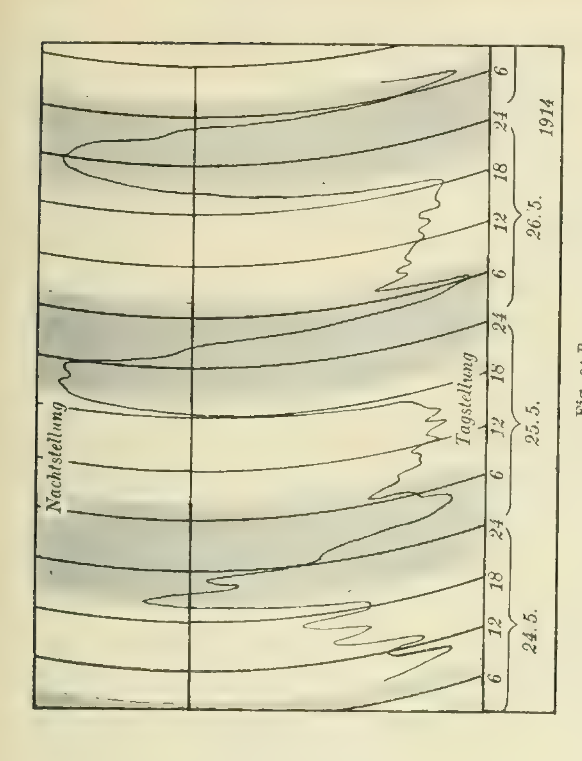


Fig. 24 B.

Fig. 24 A u. B.

Phaseolus vitellinus. Die Pflanze, bei der Gelenke und Lamina nicht umhüllt waren, kam am 10. 5. 1914 Abends in das Versuchszimmer, wo sie zwischen 2 Küvetten mit 4 32kerzigen Wolframlampen dauernd beleuchtet wurde. Nach dem Ausklingen der Tagesperiode begann die hier wiedergegebene Registrierung bei der zunächst noch die Dauerbeleuchtung fortbestand, bis ein 2 : 2-stündiger Beleuchtungswechsel eingeführt wurde. Der am Schluß angewandte 12 : 12-stündige Beleuchtungswechsel zeigt, daß die Pflanze noch voll reaktionsfähig war. Entfernung zwischen Gelenkbasis und Fadenanheftung 22 mm. Schreibhebel 90 : 180 mm. Temperatur 18,3—19,5. Tagesschwankungen unter 0,4 mm. $^2/_3$ der natürlichen Größe.

Bei der gleichzeitig von dem anderen Primärblatt geschriebenen Kurve trat während des 2 : 2-stündigen Beleuchtungswechsels ein 12 : 12-stündiger Bewegungsgang weniger hervor.

Blättern von Phaseolus vorkommt (p. 72). Aus der geringen Steigerung der Bewegungsamplitude bei derartigem Zusammengreifen folgt also durchaus nicht, daß die photonastische Reizwirkung gering war. Daß der Erfolg dieser tatsächlich die Energie der tagesautonomischen Bewegungsbestrebungen übertreffen kann, ergibt sich aber aus dem Umstand, daß die normalen Schlafbewegungen bei Einführung eines 18 : 18-stündigen Beleuchtungswechsels schnell in ein entsprechendes Bewegungstempo übergehen und daß durch die Verlegung der Beleuchtungszeit auf die Nacht die Phasen der normalen Schlafbewegungen bald um 12 Stunden verschoben werden (§ 9). Würden die Blätter von Phaseolus, was eben nicht der Fall ist, die Erzielung eines 6:6-stündigen photonastischen Bewegungsganges gestatten, so würde voraussichtlich auch auf diesem Wege, ebenso deutlich wie bei den Blüten von Calendula (p. 47), nachweisbar sein, daß schon allein durch die photonastische Reaktion

die volle Amplitude der Schlafbewegungen hervorgerufen werden kann (vgl. § 9).

Wir wollen hier nicht diskutieren, ob es auf einem spezifischen photonastischem Reaktionsvermögen oder auf der Betätigung der tagesautonomischen Bewegungen beruht, daß z. B. bei einem 6:6-stündigen Beleuchtungswechsel mehr oder minder ein 12:12-stündiges Bewegungsstreben hervortritt[1]). Tatsache ist jedenfalls, daß bei Phaseolus durch einen solchen kurzperiodischen Lichtwechsel nicht eine sehr ansehnliche photonastische Reaktion erzielt wird. Diese wird natürlich mit der Abkürzung des Beleuchtungsrhythmus mehr und mehr abnehmen, da ja schließlich bei genügend schneller Aufeinanderfolge von Beleuchtung und Verdunklung, sofern nicht besondere Umstände anderes bedingen, derselbe Erfolg herauskommen wird, wie bei kontinuierlicher Beleuchtung. So ist es zu verstehen, daß, wie es die Fig. 24 A zeigt, bei einem 2:2-stündigen Beleuchtungswechsel noch ein tagesperiodischer Bewegungsgang schwach hervortreten kann, der bei der Dauerbeleuchtung gänzlich ausfällt. Überhaupt drängen sich eine ganze Reihe von Fragen auf, zu denen u. a. auch die gehört, ob und inwieweit die realisierte tagesautonomische Bewegungstätigkeit schon durch einen ganz schwachen, kaum photonastisch oder thermonastisch wirkenden, tagesperiodischen Licht- oder Temperaturwechsel zu einer synchronen Einstellung gebracht wird.

Solange man nicht weiß, inwieweit in einem gegebenen Fall ein Ausschalten oder Erwecken der tagesautonomischen Bewegungstätigkeit mitspielt, ist es kaum möglich, das reine photonastische Reaktionsvermögen festzustellen, auch wenn man bei den Versuchen von Blättern ausgeht, die in Dauerbeleuchtung die tagesperiodische Bewegungstätigkeit aufgegeben haben. Es muß deshalb dahin gestellt bleiben, ob dieses Reaktionsvermögen im wesentlichen den Schlußfolgerungen entspricht, die ich früher (l. c. 1907, p. 351) auf Grund der vorliegenden Erfahrungen unter der Annahme ableitete, daß den Blättern von Phaseolus eine tagesautonomische Bewegungstätigkeit nicht zukomme. Beachtenswert ist jedenfalls, daß diejenigen Blätter von Phaseolus, die in Dauerbeleuchtung die tagesperiodische Bewegungstätigkeit aufgegeben hatten,

1) (p. 47) Pfeffer, l. c. 1907, Fig. 26 (p. 360), p. 357, 471 und diese Arbeit § 9.

nach dem Verdunkeln, selbst wenn dieses auf 18 oder 38 Stunden ausgedehnt wurde, keine auffällige Bewegungsaktion zeigten, die sich aber bei dem darauffolgenden Erhellen nach einer gewissen Latenzzeit einstellte (Pfeffer l. c. 1907, p. 351, 411, 467). Übrigens habe ich immer hervorgehoben, daß die geringe Reaktion der Blätter von Phaseolus auf Verdunklung nur als eine relative und unwesentliche Eigentümlichkeit anzusehen ist.[1])

An dieser Stelle ist aber noch der Nachweis zu führen, daß die in dem umhüllten Gelenke veranlaßten Bewegungsreaktionen tatsächlich von der dem Lichtwechsel unterworfenen Lamina aus dirigiert, also nicht etwa durch die Temperaturschwankungen veranlaßt werden, welchen das Gelenk infolge des Wechsels der Bestrahlung unterworfen ist. Freilich sind diese Temperaturänderungen der Objekte bei unseren Versuchen in künstlicher Beleuchtung so schwach, daß sie nicht wohl die sehr ansehnlichen Reaktionen hervorrufen können, obgleich, ebenso wie in dem freien,[2]) auch in dem verdunkelten Gelenk durch die Steigerung der Beleuchtung und der Temperatur einerseits und durch die Erniedrigung der Beleuchtung und der Temperatur andererseits gleichsinnig gerichtete Bewegungsreaktionen ausgelöst werden, die aber bei den Temperaturschwankungen verhältnismäßig gering ausfallen. Daß aber der Lichtwechsel allein die fraglichen Bewegungsreaktionen hervorzurufen vermag, wird dadurch erwiesen, daß diese auch dann eintreten, wenn die thermonastischen Erfolge den photonastischen entgegenwirken, wie es der Fall ist, wenn z. B. gleichzeitig mit der Verdunklung eine Steigerung der Temperatur des Blattes herbeigeführt wird.

Bei unseren Experimenten wurde die Temperaturänderung im Versuchszimmer in der früher[3]) beschriebenen Weise durch Anzünden und Auslöschen (bzw. Kleinerstellen) der Flammen des Gasofens herbeigeführt, während die Beleuchtung entweder konstant blieb oder in tagesperiodischer Weise wechselte. Um aber z. B. bei der Kombination von Verdunklung und Steigerung der Tempe-

1) Pfeffer l. c. 1907, p. 411, 467. Weiterhin (Pfeffer, l. c. 1911 p. 288 Anm.) sind mir auch Blätter begegnet, die ansehnlicher auf Verdunklung reagierten. Das geschah auch bei der ersten Lichtdämpfung in dem in Fig. 23 dargestellten Versuch.

2) Pfeffer, l. c. 1907, p. 368.

3) Pfeffer, l. c. 1907, p. 291. Vgl. diese Abeit p. 24.

ratur zu erreichen, daß auch nicht eine vorübergehende Senkung der Temperatur des Blattes infolge des plötzlichen Ausfalls der von den Lampen ausgehenden Wärmestrahlungen eintrat, wurde in folgender Weise verfahren. Einmal wurde durch eine an anderer Stelle[1]) angegebene Einrichtung dafür gesorgt, daß die Beleuchtung im Laufe von 16—17 Minuten allmählich abnahm und erlosch. Ferner wurde bei Beginn der Lichtabnahme durch vorübergehendes Hochstellen der Heizflammen zunächst ein schnellerer Anstieg der Zimmertemperatur herbeigeführt und gleichzeitig durch die Abstellung des Kühlwassers erzielt, daß die Temperatur des in den beiden Küvetten befindlichen Wassers während des Ausfalls der Beleuchtung nicht wesentlich herabgedrückt wurde.[2]) Bei der allmählichen Wiederherstellung der Beleuchtung wurde dementsprechend in umgekehrter Weise verfahren. Abgesehen von dem Lichtwechsel wurden alle Verstellungen freihändig ausgeführt, da bei der geringen Zahl der Versuche die Herstellung von allseitig automatisch arbeitenden Einrichtungen nicht gelohnt haben würde und da es zudem für unsere Zwecke nicht nötig war, daß bei den aufeinanderfolgenden Schwankungen der Temperaturgang ganz genau in derselben Weise verlief.

Wurden bei solchem Vorgehen an Stelle des Versuchsobjekts zwei Thermometer aufgestellt, von denen das eine ein blankes, das andere ein berußtes Quecksilbergefäß besaß, so wurde an beiden beim Anheizen des Ofens (trotz des allmählichen Erlöschens des Lichtes) immer nur Steigen, beim Auslöschen der Heizflammen (trotz des allmählichen Erhellens) immer nur Fallen am Quecksilberfaden beobachtet. Es unterliegt also keinem Zweifel, daß sich ein ähnlicher Temperaturgang auch in den Blättern und speziell auch in den Gelenken abspielt, bei denen zudem, um die Erwärmung herabzudrücken, die direkte Bestrahlung der schwarzen Wattehülle durch ein über dieser befindliches, nicht anliegendes Stückchen von weißem Seidenpapier vermieden war (p. 7). Außerdem war die Wirkung der Bestrahlung noch dadurch herabgedrückt, daß die Pflanze etwas weiter von den Scheiben der beiden Küvetten abstand und daß vor diesen, in einem Abstand von ungefähr 2 cm, eine Spiegelglasscheibe so angebracht war, daß die dazwischen befindliche Luft frei zirkulieren konnte. Unter diesen Umständen

1) Pfeffer, l. c. 1907, p. 295. 2) Pfeffer, l. c. 1907, p. 292.

nahm bei Beleuchtung mit vier 10 kerzigen Kohlenfadenlampen das geschwärzte Thermometer nur eine um 0,3 C höhere Temperatur an, als das blanke Thermometer.[1]) Wird nun auch der Temperaturverlauf zwischen den Küvetten nicht genau durch den neben den Küvetten aufgestellten Thermographen angezeigt, so gibt dieser doch, wie vergleichende Ablesungen zeigten, in einer für uns zureichenden Weise den Temperaturgang der zwischen den Küvetten befindlichen Thermometer und somit auch der Pflanzenorgane an, deren Temperatur sich vermutlich zwischen den Angaben des blanken und des geschwärzten Thermometers bewegen wird (l. c. 1907, p. 292).

Betrachten wir die Fig. 25 A u. B so sehen wir zunächst, daß bei konstanter Temperatur die Verschiebung des tagesperiodischen Beleuchtungswechsels um 12 Stunden auch bei diesem ziemlich schwachen Licht eine synchrone Verlegung des Bewegungsganges im umhüllten Gelenk hervorruft. Nach Einführung von Dauerbeleuchtung und Temperaturschwankungen von 2—3,5 C, zeigen die Kurven, nachdem sich zunächst einige Unregelmäßigkeiten eingestellt hatten, die Fortdauer schöner tagesperiodischen Bewegungen an. Anscheinend hat dann die Verschiebung des tagesperiodischen Temperaturwechsels um 12 Stunden vom 3.7. ab (Fig. 25 B) zur Folge, daß auch der Bewegungsgang allmählich entsprechend verlegt wird. Jedoch tritt in diesem Falle nicht klar hervor, ob diese Verlegung durch die thermonastischen Wirkungen erzielt wird, da die Zeit eines Hin- und Hergangs 21—23 Stunden beträgt und schon dadurch z. B. der Eintritt der nächsten maximalen Blattsenkung entsprechend verfrüht wird.

Deutlicher macht sich der Einfluß der Temperaturschwankungen in dem Versuch Fig. 26 bemerklich, bei dem das zuvor tagesperiodisch beleuchtete Blatt um 6 Morgens am 25.7., nachdem es unmittelbar zuvor während 24 Stunden am Licht geblieben war, einem um 12 Stunden verschobenen tagesperiodischen Beleuchtungswechsel und zugleich einem solchen Temperaturwechsel von ca. 3 C unterworfen wurde, daß bei der Verdunklung Erhöhung, bei dem Erhellen Abnahme der Temperatur eintrat. Dabei zeigt sich, daß durch das Überwiegen des photonastischen Wirkens der Bewegungsrhythmus um 12 Stunden verschoben wird. Jedoch macht

1) Vgl. auch PFEFFER, l. c. 1907, p. 292.

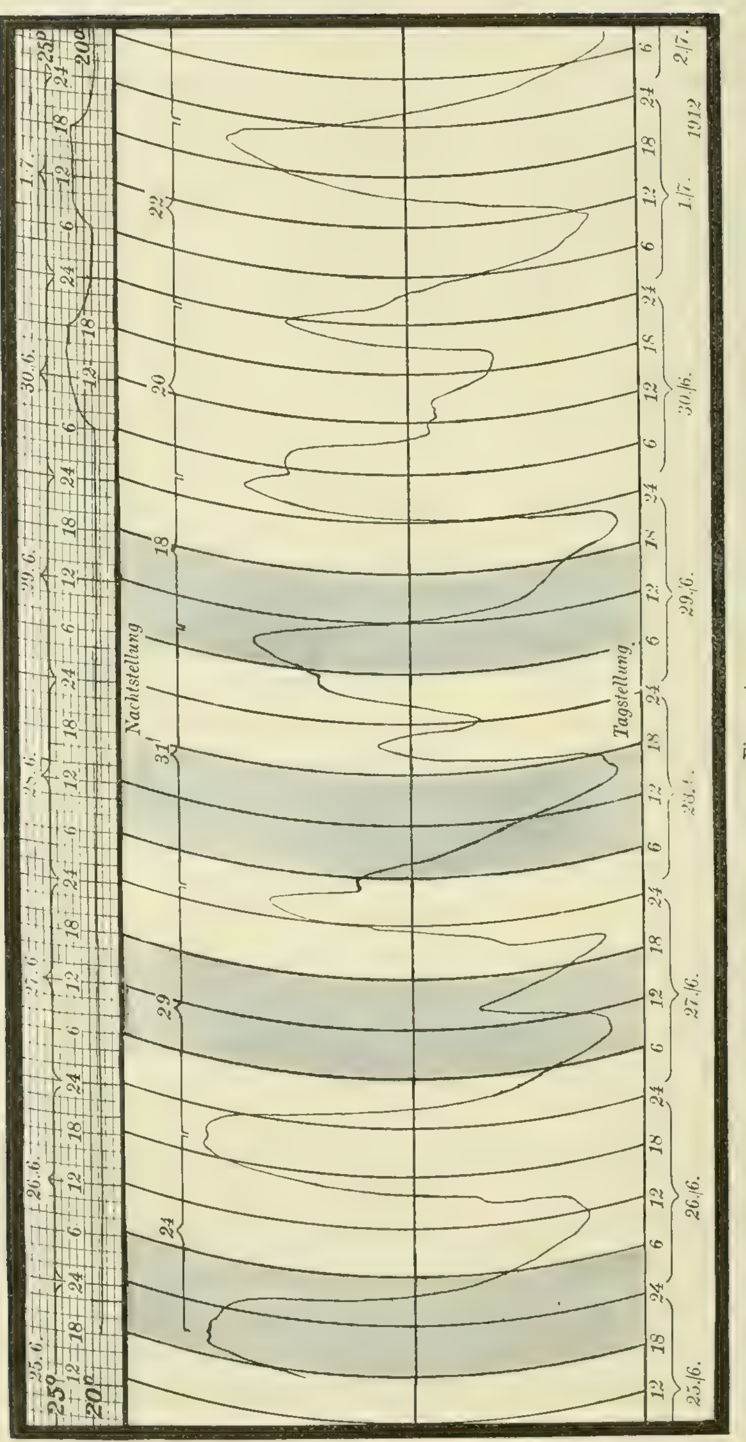


Fig. 25 A.

sich die antagonistisch gerichtete thermonastische Wirkung dadurch bemerklich, daß die Bewegungsamplitude etwas zurückgeht und demgemäß wieder auf die frühere Größe ansteigt, als am 28.7., bei Fortdauer des tagesperiodischen Beleuchtungswechsels, eine konstante Temperatur hergestellt worden war.

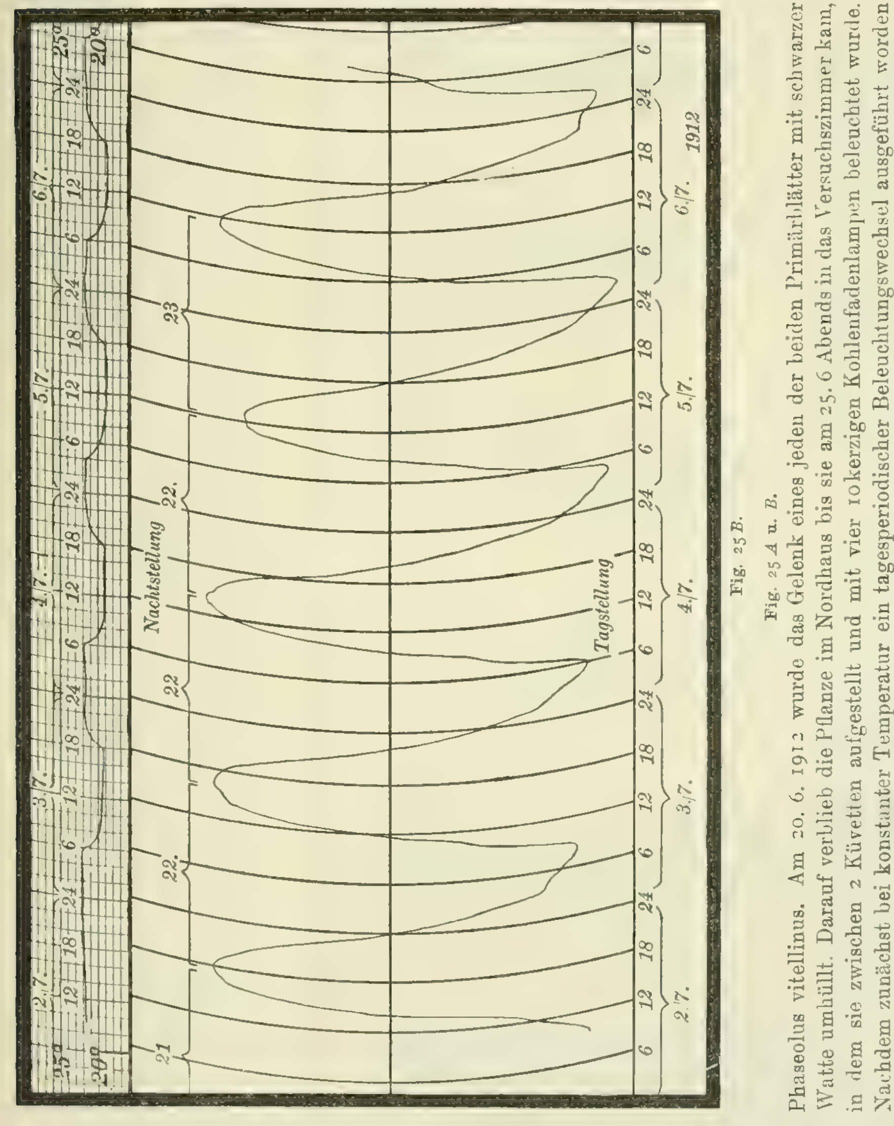


Fig. 25 B.

Fig. 25 A u. B.

Phaseolus vitellinus. Am 20. 6. 1912 wurde das Gelenk eines jeden der beiden Primärblätter mit schwarzer Watte umhüllt. Darauf verblieb die Pflanze im Nordhaus bis sie am 25. 6 Abends in das Versuchszimmer kam, in dem sie zwischen 2 Küvetten aufgestellt und mit vier 10kerzigen Kohlenfadenlampen beleuchtet wurde. Nachdem zunächst bei konstanter Temperatur ein tagesperiodischer Beleuchtungswechsel ausgeführt worden war, wurde Dauerbeleuchtung eingeführt und die Pflanze dem aus den Kurven zu ersehenden tagesperiodischen Temperaturwechsel ausgesetzt. Entfernung zwischen Gelenkbasis und Schreibfaden 25 mm. Schreibhebel 90 : 180 mm. $^2/_3$ der natürlichen Größe. — Von dem anderen Primärblatt wurde eine ähnliche Kurve geschrieben.

Wenn somit sogar bei schwachem Licht der photonastische Erfolg durch eine schon erhebliche Temperaturschwankung nicht wesentlich alteriert wird, so wird solches in noch geringerem Grade in unseren Versuchen bei Beleuchtungswechsel (und konstanter Temperatur) der Fall gewesen sein, bei denen die Temperatur des Ver-

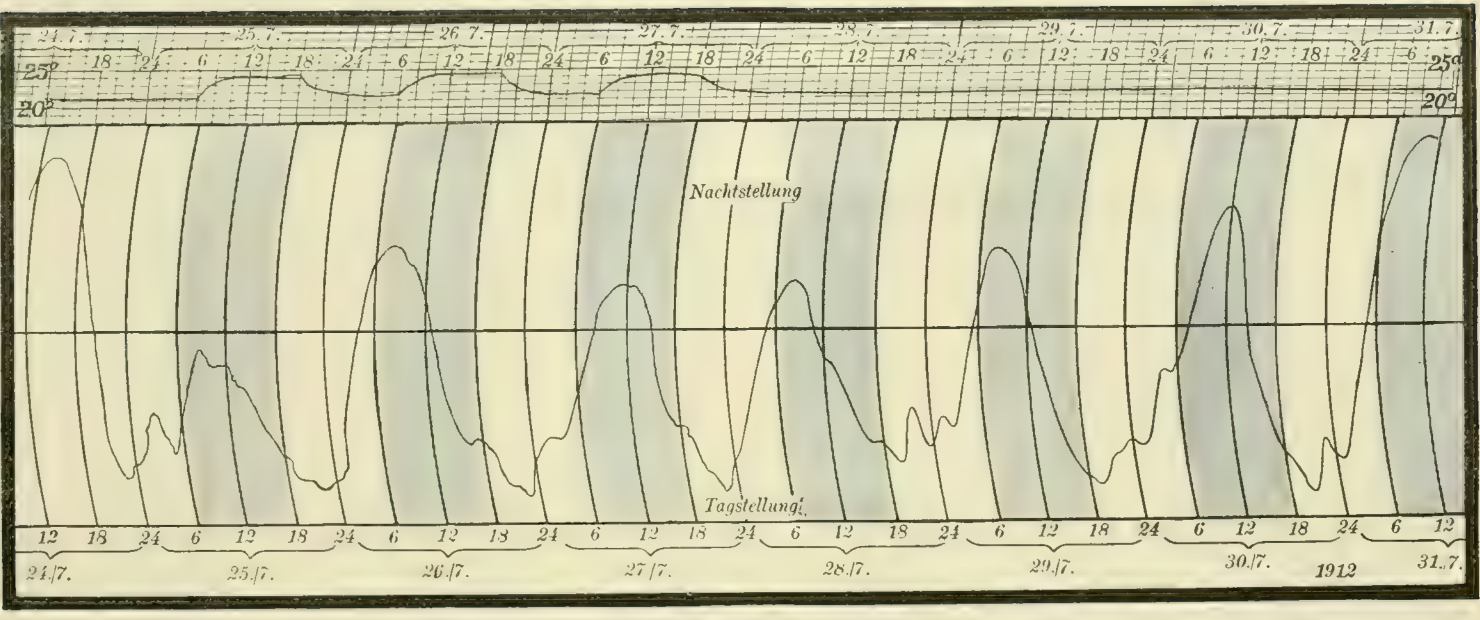


Fig. 26.

Phaseolus vitellinus. Nachdem das Gelenk eines jeden der beiden Primärblätter am 14. 7. 1912 mit schwarzer Watte umhüllt worden war, verblieb die Pflanze im Nordhaus bis sie am 20. 7. Abends in dem Versuchszimmer zwischen 2 Küvetten aufgestellt und mittelst vier 10 kerzigen Kohlenfadenlampen in einem 12 : 12-stündigen Rhythmus (von 6 bis 18 Uhr hell) beleuchtet wurde. Am 24 7. wurde die Beleuchtung bis 6 Morgens (also auf 24 Stunden) ausgedehnt und dann ein 12 : 12-stündiger Rhythmus von Beleuchtungs- und Temperaturwechsel eingeführt, worauf vom 28. 7. Morgens ab die Temperatur konstant gehalten, der tagesperiodische Beleuchtungswechsel aber fortgeführt wurde. Entfernung zwischen Gelenkbasis und Schreibfaden 24 mm. Schreibhebel 90 : 180 mm. $^2/_3$ der natürlichen Größe. — Die vom anderen Primärblatt geschriebene Kurve fiel ähnlich aus.

suchsobjekts nur geringe Änderungen erfährt, durch die freilich in der Regel eine mit der photonastischen gleichsinnig gerichtete, geringfügige thermonastische Reaktion ausgelöst werden dürfte. Nach alledem ist es also gewiß, daß infolge des Beleuchtungswechsels von der allein dem Licht zugänglichen Lamina aus Impulse ausgehen durch welche die Bewegungstätigkeit des verdunkelten Gelenks so dirigiert wird, daß sie nicht nur bei einem 12:12-stündigen, sondern auch bei einem 18:18-stündigen Beleuchtungswechsel einen synchronen Gang annimmt. Denn daß nicht etwa das Gelenk infolge ungenügender Abhaltung des Lichts direkt durch den Beleuchtungswechsel gereizt wird, ergibt sich aus der Erfahrung, daß nach dem Verhalten des Wynnepapiers keine merklichen Lichtmengen zu dem Gelenk dringen (p. 7). Solche gelangen aber auch nicht etwa von der beleuchteten Lamina aus durch die Gewebe bis in das Gelenk, wie Versuche zeigen, bei denen ein mit Kollodium überzogenes Stückchen Wynnepapier so in einen in dem Gelenk angebrachten Einschnitt gesteckt war, daß das in der besagten Weise etwa eindringende Licht die empfindliche Seite des Wynnepapiers senkrecht treffen mußte. Auch in diesem Fall war kaum eine merkliche Färbung des Papiers eingetreten, nachdem die Pflanze während 2 Wochen in dem Nordhaus verweilt hatte, in dem das herausgenommene Papier in 10 Sekunden eine tiefe Färbung annahm.

Nach meinen früheren Untersuchungen (l. c. 1907, p. 368) rufen tagesperiodische Temperaturschwankungen analoge thermonastische Wirkungen auch bei dem freien Gelenk hervor. Ob bei diesem etwa das thermonastische Reaktionsvermögen etwas schwächer ist, als bei dem umhüllten Gelenk läßt sich nach den vorliegenden Untersuchungen nicht beurteilen, bei denen u. a. zu beachten ist, daß dieselbe Lichtschwankung auf das freie Gelenk wohl eine stärkere Wirkung ausüben dürfte, als auf das umhüllte, bei dem die Reizung allein durch die Vermittlung der Lamina erzielt wird. Andererseits ist zu bedenken, daß das umhüllte Gelenk bei Dauerbeleuchtung tagesautonomische Bewegungen ausführt und daß es demgemäß wohl leichter gelingen mag, diese durch einen tagesrhythmischen Temperaturwechsel in einen zu diesem synchronen Gang zu verschieben, als an Stelle der kurzperiodischen Bewegungen des freien Gelenks tagesperiodische Bewegungen hervorzurufen.

Da die mitgeteilten Resultate zunächst nur für die angewandten Versuchsbedingungen gelten, so ist es wohl möglich, daß unter anderen Verhältnissen verschiedenartige Erfolge erzielt werden.[1]) So ist schon (p. 43) darauf hingewiesen, daß die Blättchen von Albizzia lophantha auf langsame Temperaturschwankungen anders reagieren, als auf schnelle. Auch werden wir noch hören, daß sich die Blätter von Flemingia bei tagesperiodischen Temperaturschwankungen anscheinend anders verhalten als die von Phaseolus (p. 102).[2])

§ 5. Versuche mit den Blättern von Flemingia (Moghania) congesta Roxb.

Die Blätter vom Flemingia[3]) führen formal ähnliche Schlafbewegungen aus wie die von Phaseolus, weichen aber von diesen darin ab, daß in Dauerbeleuchtung kurzperiodische Bewegungen auch von dem umhüllten Gelenk vollbracht werden, das auf tagesperiodischen Beleuchtungswechsel analog reagiert wie das freie Gelenk.

Da bei den Sämlingspflanzen die zunächst entstehenden Blätter verhältnismäßig klein sind, so wurden, wie auch in früheren Versuchen (l. c. 1911, p. 231) mit Flemingia, kräftige Stecklingspflanzen benutzt, bei denen das Endblatt des gedreiten Blattes zwischen 90—130 mm lang war und ein Gelenk von 1,8—2,5 mm Durchmesser besaß. Der Stengel der in der Regel 45—60 cm hohen Pflanzen wurde, um bequem unter dem Wasserbassin (p. 14) arbeiten zu können, so hin und her oder kreisförmig gebogen, daß

1) Nach R. Stoppel [l. c. 1912, Generalvers. p. (33)] werden die tagesperiodischen Bewegungen der im Dunkeln aktionsfähig erzogenen Blätter von Phaseolus multiflorus durch Temperaturänderungen von 6—8 C nicht merklich beeinflußt. Aus der kurzen Mitteilung ist aber nicht zu ersehen, ob die Beobachtungen längere Zeit oder bald nach den Temperaturänderungen angestellt wurden. Im letzteren Falle könnte ja ebensogut eine deutliche Bewegungsreaktion vermißt werden, wie zunächst nach einem Lichtwechsel.

2) Über die thermonastischen Reaktionen von Blättern und anderen Organen vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie II. Aufl. Bd. 2, p. 493; Knier, Handwörterbuch d. Naturwissenschaft 1913, Bd. 8, p. 312; Kosanin, Über den Einfluß von Temperatur u. Ätherdampf auf die Lage der Laubblätter; Bose, Researches on irritability of plants 1913, p. 100, sowie die an diesen Stellen zitierte Literatur.

3) Vgl. Pfeffer, Einfluß von mechanischer Hemmung und von Belastung auf die Schlafbewegungen 1911, Fig. 23 (p. 232); Fig. 24 (p. 233) u. diese Arbeit Fig. 29 A, 30, 35 B.

sich der Gipfelteil in mäßiger Höhe über dem Topf befand. Die Beleuchtung von oben wandte ich aber durchweg deshalb bei den Versuchen mit dieser Pflanze an, weil dabei die Blätter in der Regel nur in einem geringen Grad Wendungen und Drehungen ausführten.

Nachdem die beiden Seitenblätter entfernt und deren Gelenke bis nahe an die Basis abgeschnitten worden waren, wurde 1—2 Tage darauf das Gelenk des Endblatts in der p. 6 beschriebenen Weise durch Umhüllen mit Watte verdunkelt. Hierauf wurde der obere Teil des Sprosses an einen durch Gips festgelegten Glasstab und der lange Blattstiel an einen mittelst Siegellack an den Glasstab befestigten kräftigen Draht fixiert (vgl. p. 8). Das Gewicht der Umhüllung ist, da es nur einem statischen Moment von 2—3 gr entspricht für das kräftige Gelenk ohne Bedeutung (vgl. l. c. 1911, p. 231). Übrigens kann man durch teilweises Wegschneiden der Blattspitze oder durch Verstärkung der vom Schreibzeiger ausgehenden Spannung eine Äquilibrierung herstellen (p. 9).

Bei richtiger Auswahl und Bandagierung erhält man ebensogute Resultate wie mit den Blättern von Phaseolus und wiederholt beobachtete ich, daß bei verdunkeltem Gelenk ein Blatt von Flemingia im Nordhaus während 4—5 Wochen in schönster Weise Schlafbewegungen ausführte. So zeigt Fig. 27 eine Kurve, die von einem Blatt geschrieben wurde, das bereits während 14 Tagen ebenso schöne Bewegungen ausgeführt hatte. Allerdings muß bei diesem Objekt die Hülle aus schwarzer Watte mit besonderer Sorgfalt angelegt werden, um zu erzielen, daß keine nachteilige mechanische Hemmung ausgeübt wird und daß zugleich dem Licht in genügender Weise der Zutritt verwehrt ist. Übrigens läßt sich gut erreichen, daß nach dreiwöchentlichem Aufenthalt im Nordhaus das zwischen Gelenk und Watte befindliche Wynnepapier höchstens eine Andeutung von Farbenänderung zeigt (p. 7).

Ebenso wie im Tageswechsel habe ich auch bei künstlicher Beleuchtung die Blätter mit verdunkeltem Gelenk während einiger Wochen schön bewegungstätig gefunden. Ein solches Resultat ist freilich nur bei sorgfältiger Anzucht und guter Behandlung der Pflanzen, sowie bei Verwendung von ausgewachsenen aber jüngeren Blättern zu erwarten. Denn andernfalls kann man ein baldiges Absterben oder Abfallen der Blätter mit umhüllten Gelenk erleben, das auch leicht im Spätherbst eintritt, wo ohnehin die Blätter

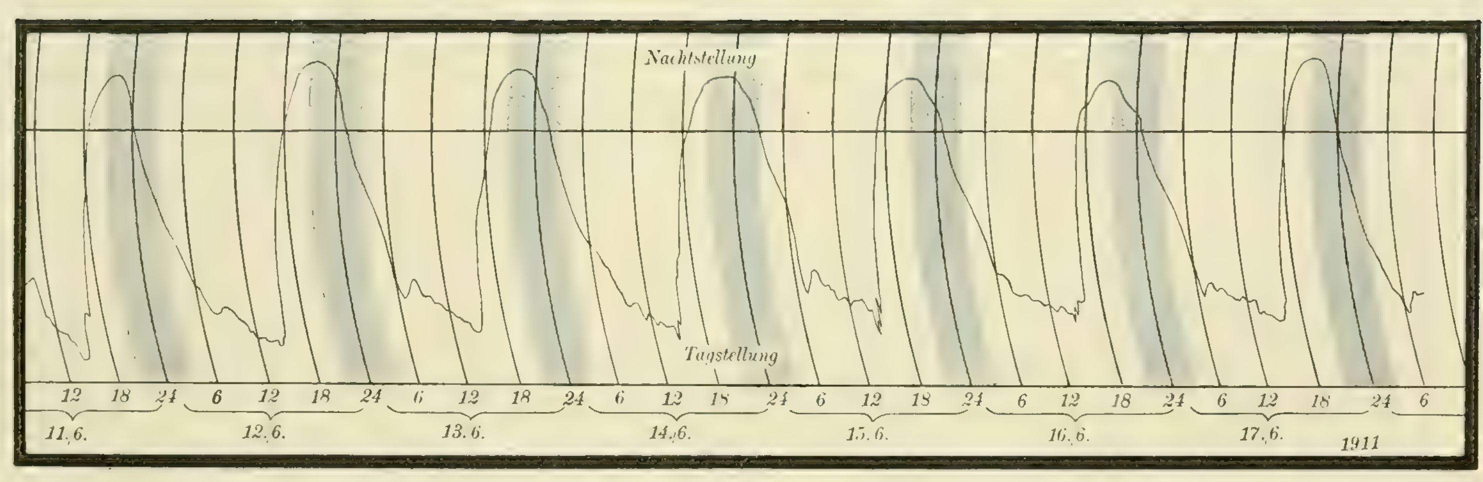


Fig. 27.

Flemingia congesta. Die Pflanze wurde am 22. 5. 1911 bandagiert und dann auch fernerhin mit verdunkeltem Gelenk im Nordhaus gehalten. Die Registrierung der Schlafbewegung begann am 28. 5. und wurde bis zum 26. 6. fortgesetzt, jedoch ist hier nur die zwischen dem 11. 6. und 17. 6. geschriebene Kurve mitgeteilt. Entfernung zwischen Gelenkbasis und Anheftungspunkt des Fadens 24 mm. Schreibhebel 90 : 180 mm. $^2/_3$ der natürlichen Größe.

zum Abfallen neigen. Jedenfalls kann also auch bei Flemingia durch die von der beleuchteten Lamina ausgehenden Wechselwirkungen in dem dem Licht entzogenen Gelenk für lange Zeit der Eintritt der Dunkelstarre vermieden werden, die in meinen Versuchen bei den Blättern der ganz in das Dunkle gebrachten Pflanzen zuweilen schon nach einigen Tagen, zuweilen aber erst nach 1—2 Wochen eintrat. Daß aber zur Vermeidung der Dunkelstarre die Wechselwirkung mit der zum Gelenk gehörenden Lamina ausreicht, ergibt sich daraus, daß derselbe Erfolg erzielt wird, wenn nur das Versuchsblatt vorhanden ist oder wenn alle übrigen Blätter und Pflanzenteile dauernd verdunkelt gehalten werden.

Bemerkt sei noch, daß bei allen Versuchen zwei Pflanzen unter das Wasserbassin (p. 14) kamen, daß aber von jedem Individuum immer nur ein Blatt zur Registrierung der Bewegungen benutzt wurde. Ferner wurde dafür gesorgt, daß die Temperatur des Versuchsraums 18° überschritt, da bei niederer Temperatur die Bewegungstätigkeit der Blätter leicht beeinträchtigt wird.

Wie bei Phaseolus so zeigen auch bei Flemingia die Blätter mit verdunkeltem Gelenk schöne Schlafbewegungen, wenn sie in künstlicher Beleuchtung bei konstanter Temperatur einem tagesperiodischen Lichtwechsel unterworfen werden. Dabei wird auch bei Flemingia, wie Fig. 28 A zeigt, der Bewegungsgang schnell um zwölf Stunden verschoben, wenn die Beleuchtungszeit auf die Nacht verlegt wird. Auch werden sowohl die umhüllten, als auch die freien Gelenke von Flemingia durch die Einführung eines 18 : 18-stündigen Beleuchtungswechsels schnell zu einem synchronen Bewegungsrhythmus veranlaßt. (Vgl. Phaseolus p. 57.)

Während aber bei Dauerbeleuchtung die Blätter von Phaseolus bei freiem Gelenk kurzperiodische, bei umhülltem Gelenk tagesperiodische autonome Bewegungen ausführen, wird in beiden Fällen von den Blättern von Flemingia eine kurzperiodische Bewegungstätigkeit entwickelt. Für die Blätter mit nicht umhüllten Gelenk ist dieses aus den Fig. 29, 30, 33, 34, 35, für die mit umhüllten Gelenk aus den Fig. 28 B, 31, 32, 36 zu ersehen. Einen bestimmten Unterschied zwischen der Tätigkeit der freien und der umhüllten Gelenke lassen unsere Versuche nicht erkennen, da in beiden Fällen in Bezug auf Amplitude und Rhythmus Verschiedenheiten gefunden werden. So wird bei freien Gelenken in den Kurven der Fig. 29, 33, 34, 35 ein kürzerer, in den Kurven der

Fig. 30 ein etwas längerer Rhythmus eingehalten und analoge Differenzen treten uns für verdunkelte Gelenke bei dem Vergleich der Fig. 32 mit den Fig. 28 B, 31, 36 entgegen. Übrigens fallen bei Dauerbeleuchtung auch die kurzperiodischen Bewegungen der freien Gelenke von Phaseolus individuell und bedingungsweise verschieden aus (p. 75). Wie schon erwähnt, wird aber sowohl in den freien, als auch in den verdunkelten Gelenken von Flemingia durch die Einführung eines 12 : 12-stündigen oder 18 : 18-stündigen Beleuchtungswechsels schnell ein entsprechender Bewegungsgang hervorgerufen (vgl. die zitierten Figuren).

Demgemäß wird also auch bei Flemingia der Bewegungsgang des verdunkelten Gelenks von der allein dem Licht zugänglichen Lamina aus dirigiert[1]) und dieser Erfolg, sowie die Bewegungstätigkeit bei Dauerbeleuchtung zeigen, daß sich unter unseren Versuchsbedingungen die Blattgelenke von Flemingia in einem voll aktions- und reaktionsfähigen Zustand befinden. Wenn somit in Dauerbeleuchtung bei Flemingia, abweichend von Phaseolus, kurzperiodische Bewegungen nicht nur von den freien,

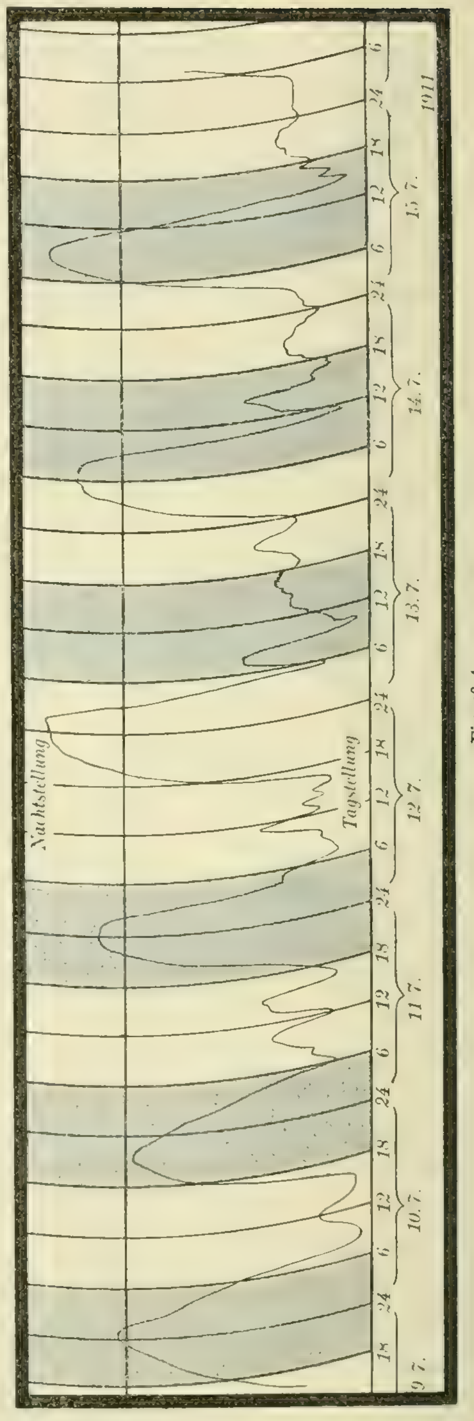


Fig. 28 A.

1) Die gleichen Erfolge werden auch erzielt, wenn nur ein Blatt vorhanden ist, oder wenn die übrigen Blätter sowie die Blattstiele und Stengelteile verdunkelt sind (vgl. p. 91).

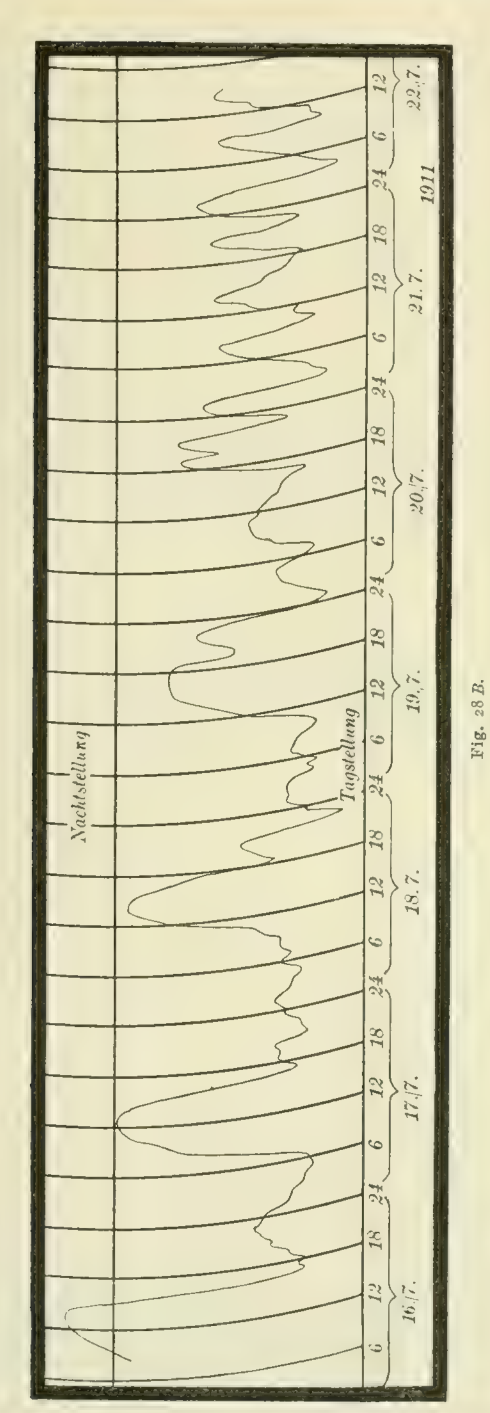


Fig. 28 *B*.

Fig. 28 *A* u. *B*.

Flemingia congesta. Gelenk verdunkelt. Nach dem Bandagieren am 2. 7. 1911 verblieb die Pflanze bis zum 9. 7. im Nordhaus. Nachdem alle Blätter bis auf das Versuchsblatt entfernt und, abgesehen von der Lamina dieses, die übrigen Teile der Pflanze durch Umhüllen mit schwarzer Watte verdunkelt worden waren, kam diese in das Versuchszimmer, wo sie den aus der Figur zu ersehenden Beleuchtungsverhältnissen ausgesetzt wurde. Wie in allen noch mitzuteilenden Versuchen mit Flemingia wurde die Pflanze unter dem Wasserbassin (S. 14) aufgestellt und mit Oberlicht, in diesem Fall mit vier 32kerzigen Wolframlampen, beleuchtet. Entfernung zwischen den Lampen und dem Versuchsblatt ca. 38 cm. Abstand von Gelenkbasis bis Faden 25 mm. Schreibhebel 90 : 180 mm. Temperatur 21,4 bis 22,2 C. Tagesschwankungen unter 0,5 C. $^2/_3$ der natürlichen Größe. Das gleichzeitig registrierte Blatt der anderen Pflanzen lieferte eine sehr ähnliche Kurve.

sondern auch von den verdunkelten Gelenken ausgeführt werden, so ist daraus zu entnehmen, daß dieser Pflanze entweder die Befähigung zu tagesautonomischen Bewegungen abgeht, oder daß diese Befähigung auch nicht in den verdunkelten Gelenken aktiviert wird,

gleichviel ob die Ausschaltung durch die von der beleuchteten Lamina ausgehenden Einflüsse oder auf andere Weise bewirkt wird. Somit läßt sich auf Grund der mitgeteilten Erfahrungen noch nicht behaupten, daß die Blätter von Flemingia die Befähigung zu tagesautonomischer Bewegungstätigkeit überhaupt nicht besitzen, da man ja nicht wissen kann, ob eine solche, etwa wie bei Phaseolus, bei den im Dunkeln aktionsfähig erzogenen Pflanzen oder unter anderen Bedingungen zur Betätigung kommt (vgl. p. 38, 71).

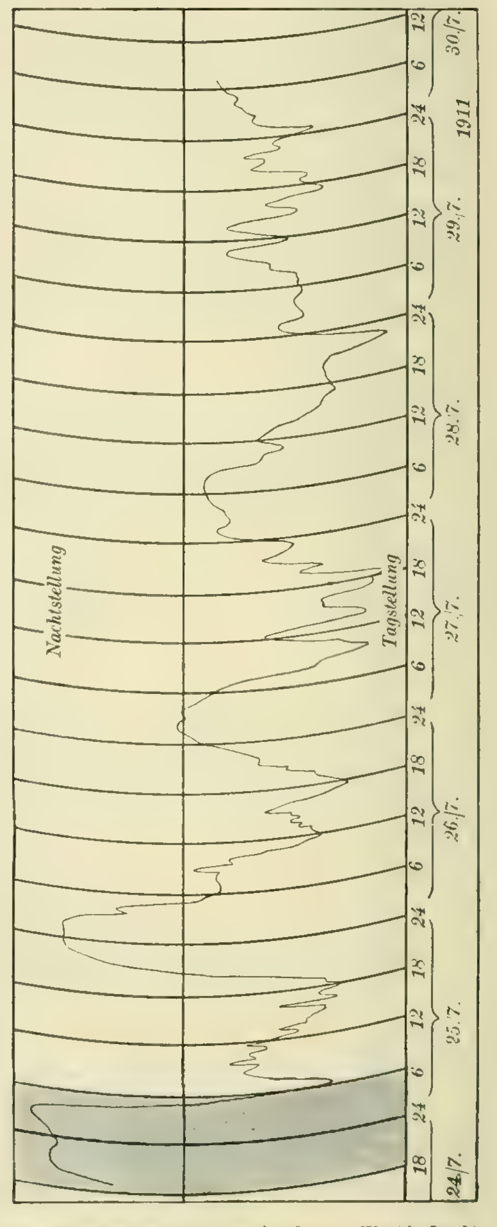


Fig. 29 A.

Sofern aber bei Flemingia eine tagesautonomische Befähigung vorhanden sein sollte, so kann diese doch keine bemerkenswerte Rolle bei dem Zustandekommen der normalen Schlafbewegungen spielen. Es ergibt sich das, analog wie für die Blättchen von Albizzia (p. 32) daraus, daß nach dem Ausklingen der Schlafbewegungen in Dauerbeleuchtung, wie Fig. 33 zeigt, durch eine schwache tagesperiodische Lichtänderung in dem freien Gelenk nur eine mäßige Bewegungsamplitude ausgelöst wird, die mit Steigerung der Reizung bis zum Maximum gebracht werden kann. Das zeigt aber, daß es sich um einen photonastischen Erfolg und nicht um die Erweckung einer tagesautonomischen Tätigkeit handelt, die doch wohl schon bei schwacher Reizung eine ansehnliche Bewegungsamplitude entwickeln würde. Sollte aber bei Flemingia dennoch eine tagesautonome Befähigung bestehen, die

nicht durch tagesperiodische photonastische Reizung erweckt wird, so würde derselben praktisch keine Bedeutung zukommen.

Die obigen Schlußfolgerungen bleiben zu Recht bestehen, gleichviel wie im näheren das photonastische Reaktionsvermögen der Blätter von Flemingia ausgebildet sein mag. Tatsächlich ist dieses derart, daß, wie der Versuch Fig. 34 zeigt, (bei Beleuchtung mit 100 Kerzenstärke) schon bei einem 3:3-stündigen Beleuchtungs-

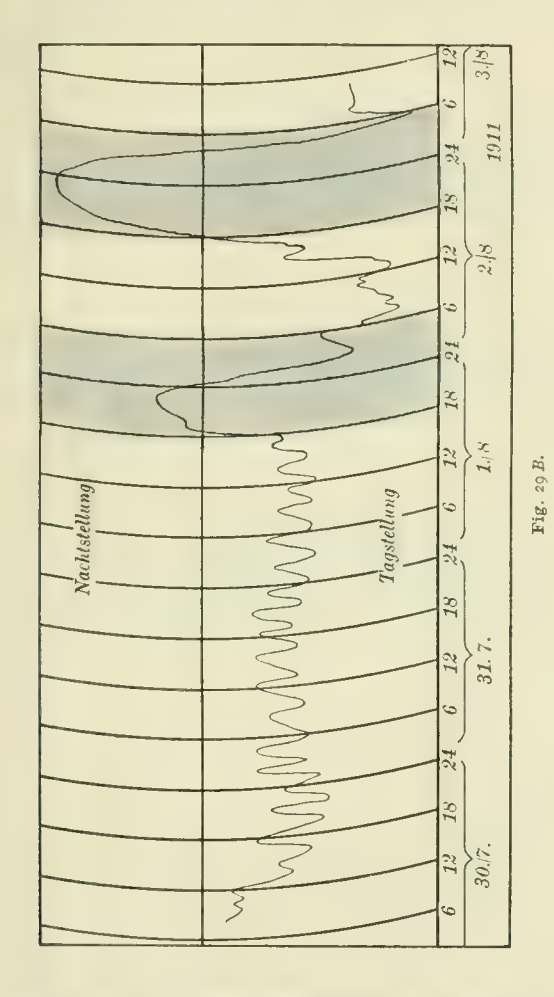


Fig. 29 B.

Fig. 29 A u. B.

Flemingia congesta. Gelenk nicht umhüllt. Die am 19. 7. 1911 bandagierte Pflanze wurde am 24. 7. in das Versuchszimmer gebracht und unter Verwendung von vier 32 kerzigen Wolframlampen in der aus der Figur zu entnehmenden Weise behandelt. Entfernung zwischen Versuchsblatt und Lampen ca. 40 cm. Gelenkbasis bis Faden 22 mm. Schreibhebel 90 : 180 mm. Temperatur 20,2—21,3 C. Tagesschwankungen bis 0,4 C. $^2/_3$ der natürlichen Größe. Das andere zugleich registrierte Blatt gab ein ähnliches Resultat.

wechsel nur eine gewisse Störung der im Dauerlicht tätigen kurzperiodischen Bewegungstätigkeit bemerklich wird.

Dagegen kommt in dem in Fig. 35 wiedergegebenen Versuch bei dem 6:6-stündigen Beleuchtungswechsel (Beleuchtung mit 128 Kerzen) die photonastische Wirkung dadurch zum Vorschein, daß deutlich eine tagesperiodische Bewegungstätigkeit mit zwischenliegenden kleineren, tagesperiodischen Oszillationen hervortritt.

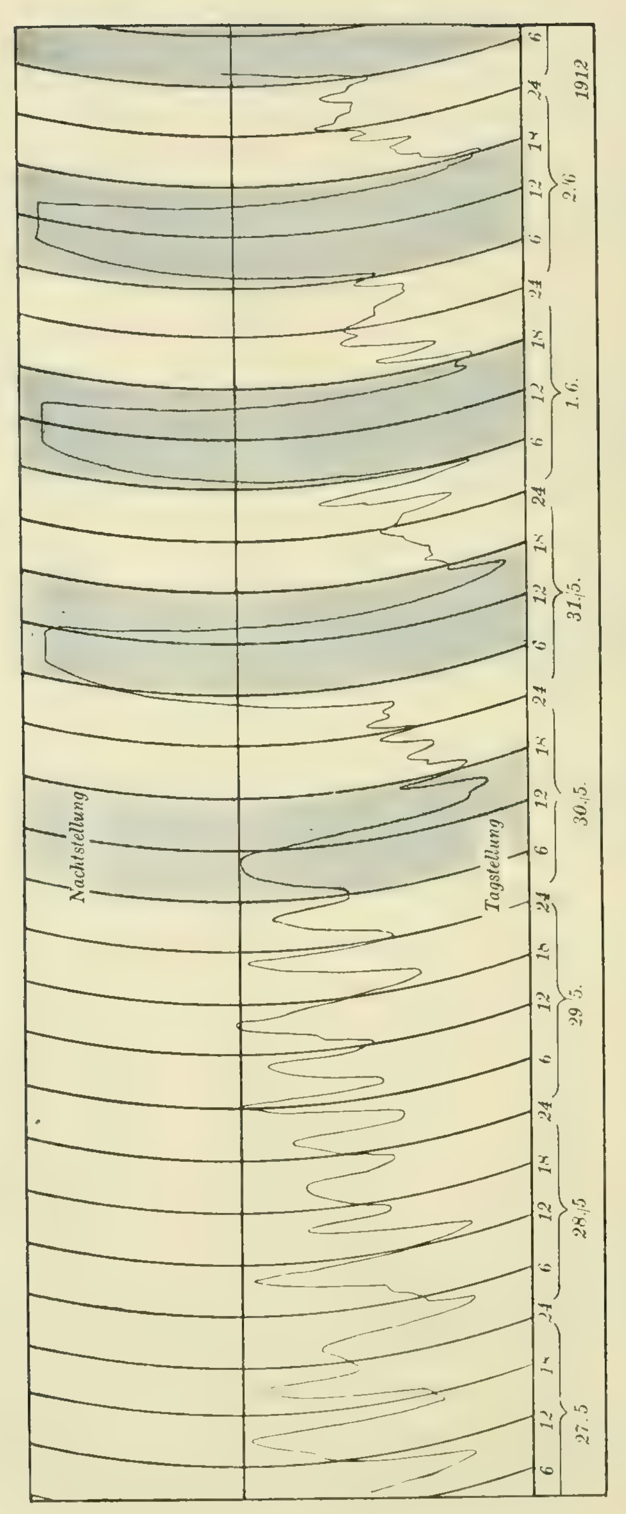

Nachtstellung
Tagstellung
1912
2.6.
1.6.
31.5.
30.5.
29.5.
28.5
27.5
6
12
18
24

Fig. 30.

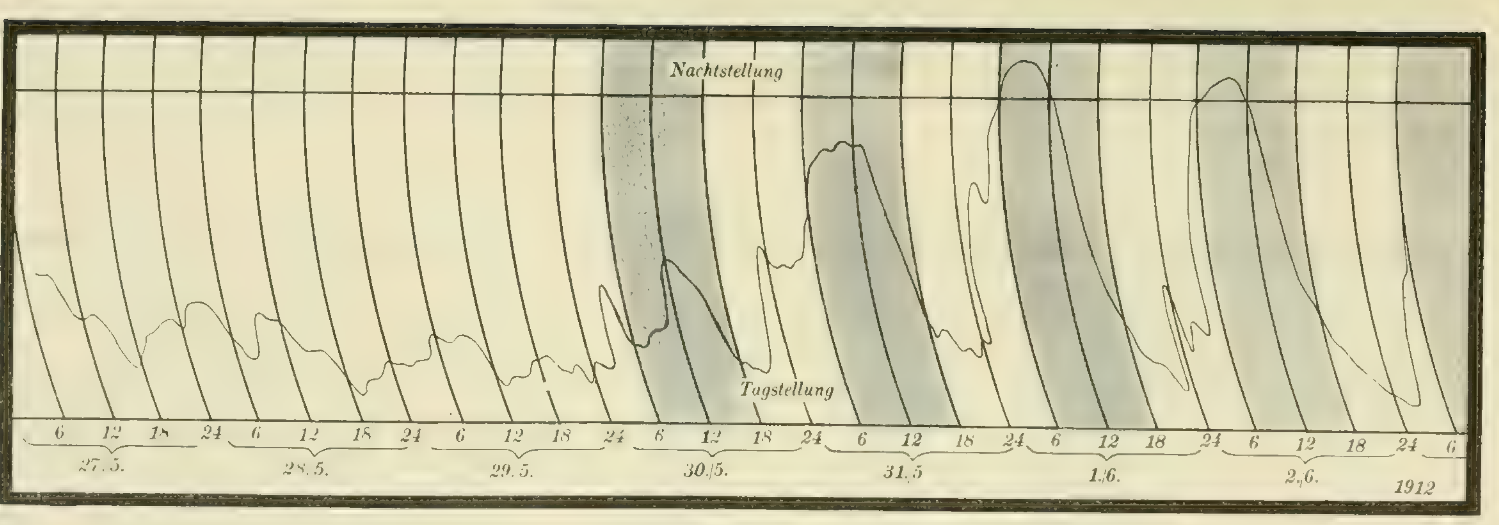


Fig. 31.

Fig. 30 und 31.

Flemingia congesta. Diese Kurven wurden gleichzeitig von zwei, verschiedenen Individuen angehörenden Blättern geschrieben und zwar Fig. 30 von einem Blatt mit freiem, Fig. 31 von einem solchen mit umhülltem Gelenk. Die Pflanzen wurden am 14. 5. 1912 bandagiert, blieben zunächst im Nordhaus und wurden am 20. 5. in das Versuchszimmer gebracht, in dem sie bis zum 30. 5. mit vier 32 kerzigen Wolframlampen kontinuierlich beleuchtet wurden. Es sind hier aber nur die Kurven mitgeteilt, die vom 27. 5. ab geschrieben wurden, nachdem die Nachschwingungen der Tagesperiode ziemlich ausgeklungen waren. Abstand des Versuchsblattes von der Lampe bei Fig. 30 ca. 42 cm, bei Fig. 31 ca 38 cm. Entfernung zwischen Gelenkbasis und Faden bei Fig. 30 = 22 mm, bei Fig. 31 — 24 mm. Schreibhebel 90 : 180 mm. Temperatur 19,9—21,0. Tagesschwankungen bis 0,4 C. $^2/_3$ der natürlichen Größe.

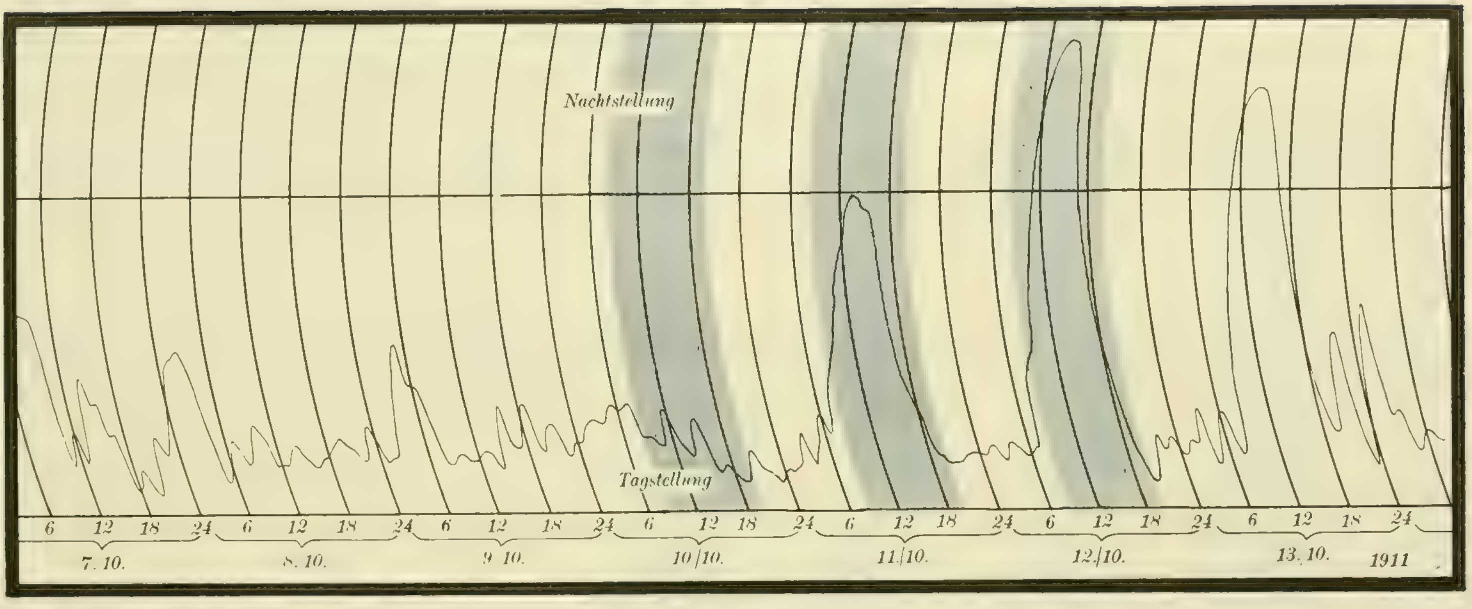


Fig. 32.

Flemingia congesta. Gelenk verdunkelt. Nach dem Bandagieren am 24. 9. 1911 verblieb die Pflanze bis zum 30. 9. im Nordhaus und kam am Abend dieses Tages in das Versuchszimmer, wo sie bis zum 10. 10. kontinuierlich mit vier 32 kerzigen Wolframlampen beleuchtet wurde. Mitgeteilt wird hier nur die vom 7. 10. ab geschriebene Kurve, die zu Beginn noch die ausklingenden Schlafbewegungen erkennen läßt. Abstand zwischen Blatt und Lampe ca. 37 cm. Entfernung von Gelenkbasis bis Faden 25 mm. Schreibhebel 90 : 180 mm. Temperatur 19,5—20,3. Tagesschwankungen bis 0,3 C. $^2/_3$ der natürlichen Größe. Das zugleich registrierte Blatt eines anderen Individuums, dessen Gelenk ebenfalls verdunkelt war, lieferte eine ähnliche Kurve.

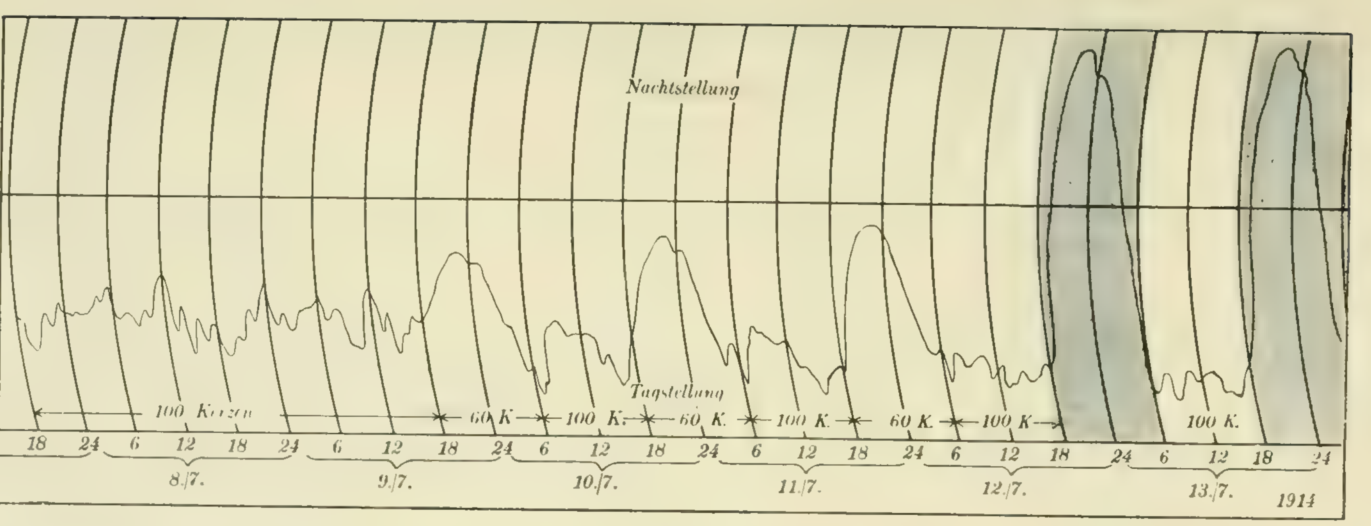


Fig. 33.

Flemingia congesta. Gelenk frei. Die Pflanze kam am 30. 6. in den Versuchsraum, in dem sie bis zum 9. 7. kontinuierlich mit vier 25kerzigen Wolframlampen beleuchtet wurde. Nach dem Ausklingen der Schlafbewegungen wurde dann die hier allein mitgeteilte Kurve geschrieben. Während dieser Registrierung wurde vom 9. 7. 6 Abends ab die Beleuchtung in der früher (Erklärung zu Fig. 23, S. 76) angegebenen Weise in tagesperiodischem Rhythmus von 100 auf ca. 60 Kerzen reduziert, bis dann vom 12. 7. Abends 6 Uhr ab (an Stelle der Lichtdämpfung) volle Verdunklung herbeigeführt wurde. Abstand zwischen Versuchsblatt und Lampe ca. 42 cm. Entfernung zwischen Gelenkbasis und Faden 22 mm. Schreibhebel 90 : 180 mm. Temperatur 20,8—21,7 C. Tagesschwankungen bis 0,4 C. $^2/_3$ der natürlichen Größe. Die gleichzeitig registrierten Bewegungen des anderen Blattes ergaben ein ganz ähnliches Resultat.

Es ist das also ein ähnlicher Erfolg, wie er auch in einem 6:6-stündigen Beleuchtungswechsel bei den Blättern von Phaseolus beobachtet wurde (p. 80). Während man aber bei Phaseolus nicht ohne weiteres sagen kann, ob das Resultat durch das Eingreifen einer tagesautonomischen Bewegungstätigkeit oder durch das besondere photonastische Reaktionsvermögen bedingt ist, kommt bei Flemingia wohl nur dieses in Betracht, da nicht einzusehen ist, warum gerade nur bei einem 6:6-stündigen Beleuchtungswechsel eine tagesautonomische Befähigung aktiviert werden sollte. Jedenfalls ist die Existenz einer derartigen Reaktionsfähigkeit, daß bei 6:6-stündiger photonastischer Reizung der hier besprochene Bewegungsgang herauskommt, sehr wohl zu verstehen, wenn man allen in Frage kommenden Verhältnissen (also auch dem Verlauf der Wiederherstellung der Reaktionsfähigkeit usw.) Rechnung trägt. Naturgemäß werden sich nach der Lichtintensität, individuellen Eigenheiten usw. Verschiedenheiten geltend machen und es ist deshalb nicht auffallend, daß bei dem Versuch mit 6:6-stündigem Lichtwechsel das gleichzeitig benutzte Blatt eines anderen Individuums von Flemingia eine Kurve schrieb, in der die tagesperiodische Bewegungstätigkeit nicht so stark hervortrat. Bemerkt sei noch, daß bei diesen Versuchen die Gelenke nicht umhüllt waren, daß aber vermutlich mit umhüllten Gelenken ein im wesentlichen gleiches

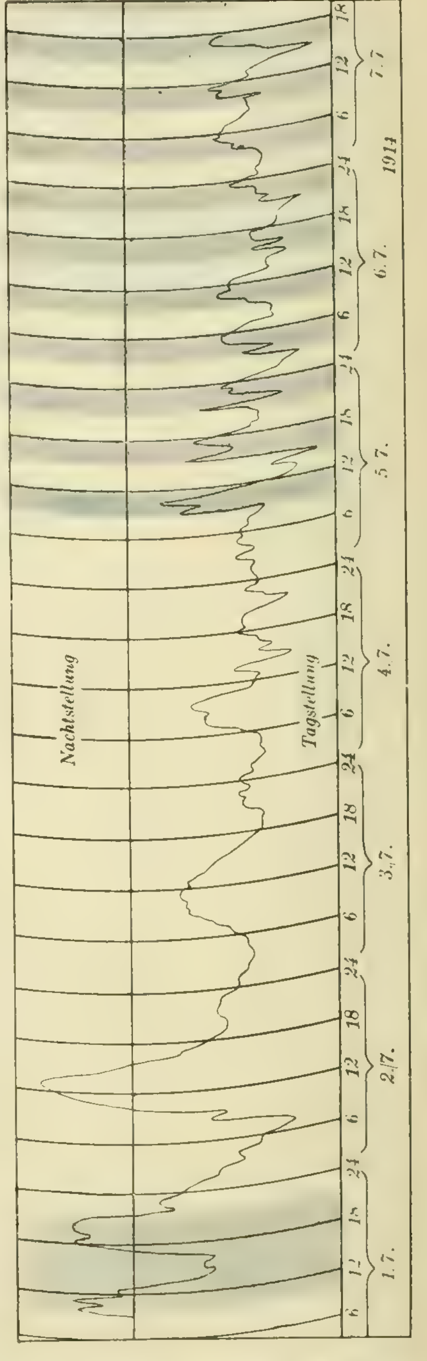


Fig. 34 A.

Resultat erhalten werden dürfte. — Beiläufig sei noch darauf hingewiesen, daß sich, wie aus den Figuren zu ersehen ist, auch bei Flemingia in Bezug auf Ausklingen der Tagesperiode usw. analoge Verschiedenheiten finden, wie bei anderen Pflanzen.

Aus dem Mitgeteilten ergibt sich schon, daß auch in dem verdunkelten Gelenk von Flemingia durch die von der beleuchte-

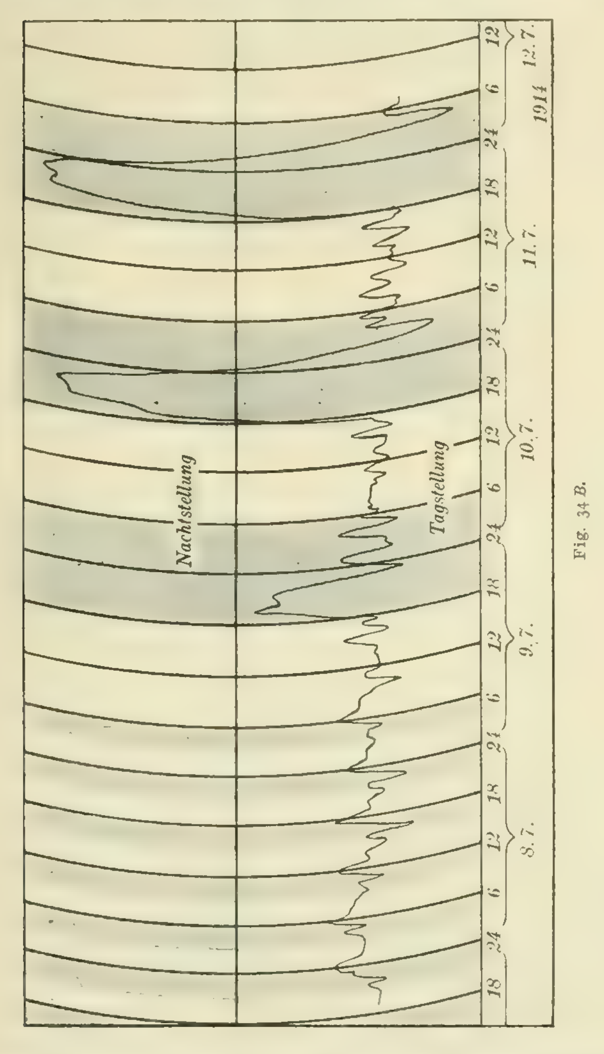


Fig. 34 B.

Fig. 34 A u. B

Flemingia congesta. Gelenk nicht umhüllt. Um die Schlafbewegungen schneller zum Ausklingen zu bringen, wurde die Pflanze am 1. 7. 1914 Morgens 10 Uhr aus dem Nordhaus in das Versuchszimmer gebracht, bis 10 Nachts dunkel und dann bis 9 Morgens am 5. 7. in Dauerbeleuchtung gehalten. Von da ab wurde die Pflanze einem 3 : 3-stündigen und am Schluß noch einem 12 : 12-stündigen Beleuchtungswechsel ausgesetzt. Beleuchtet wurde mit vier 25 kerzigen Wolframlampen. Abstand zwischen Lampen und Versuchsblatt ca. 43 cm. Entfernung von Gelenkbasis bis Faden 22 mm. Schreibhebel 90:180 mm. Temperatur 20,7—21,6. Tagesschwankungen höchstens 0,4 C. Das ebenso behandelte andere Blatt gab ein ähnliches Resultat. $^2/_3$ der natürlichen Größe.

ten Lamina ausgehenden Einflüsse nicht nur der Eintritt der Dunkelstarre verhütet, sondern auch, bei Lichtwechsel, Bewegungsreaktionen ausgelöst werden. Denn nach dem Verhalten des Wynnepapiers dringt auch zu dem umhüllten Gelenk von Flemingia so überaus wenig Licht, daß dieses praktisch keine Bedeutung hat (vgl. p. 87). Außerdem werden bei tagesperiodischem Beleuchtungs-

wechsel, auch bei den Blättern von Flemingia, schon bei Verwendung von vier zehnkerzigen Lampen die vollen Schlafbewegungen hervorgerufen, obgleich hierbei das Blatt sicherlich so geringe Temperaturschwankungen erfährt, daß praktisch in Betracht kommende thermonastische Reaktionen nicht eintreten werden.[1])

Nach den wenigen mir vorliegenden Versuchen dürften die Blätter von Flemingia eher schwächer auf Temperaturschwankungen reagieren, als die von Phaseolus. Dabei scheint es, daß bei Flemingia, abweichend von Phaseolus (p. 88), durch langsamere Temperatursteigerung eine Senkung des Blattes veranlaßt wird. Wenigstens spricht dafür, daß in der Kurve (Fig. 36 B) eine solche Reaktion bemerklich wurde, als, nach dem Ausklingen der Tagesperioden in Dauerlicht, eine tagesperiodische Temperaturschwankung von 3—5 C ein-

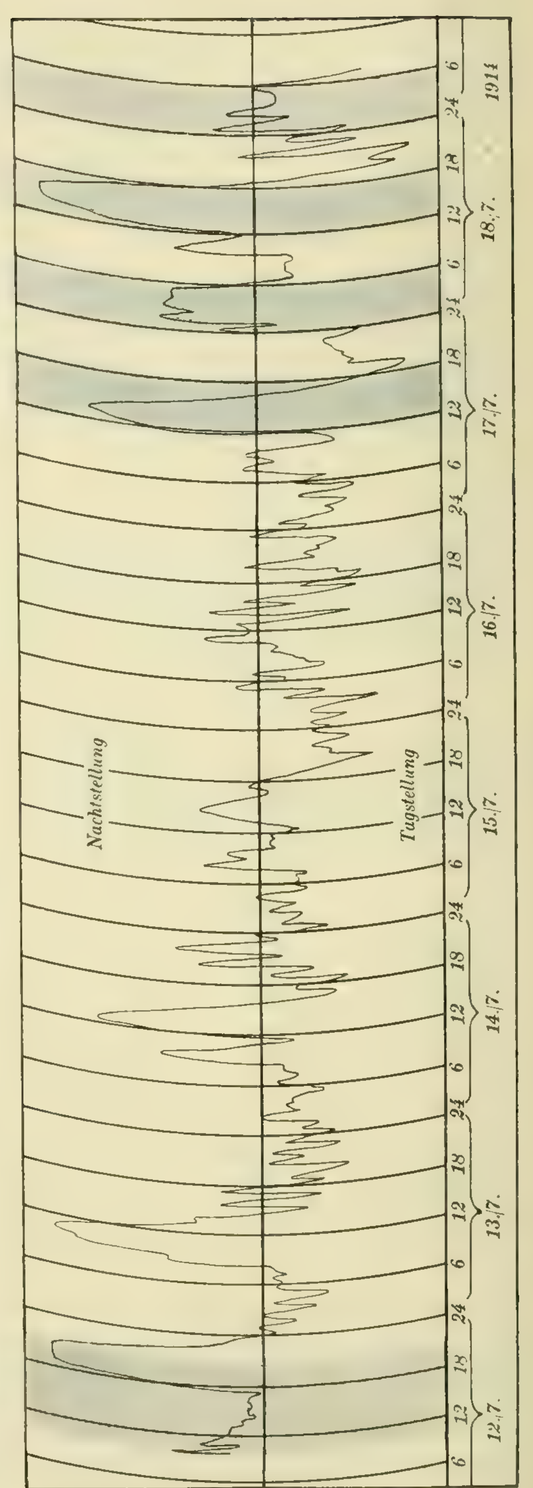


Fig. 35 A.

1) Vgl. p. 83. Bei der Aufstellung unter dem Wasserbassin fällt nach den Angaben des geschwärzten und blanken Thermometers die Erwärmung eher etwas geringer aus, als bei der p. 82 erwähnten Aufstellung zwischen den Küvetten.

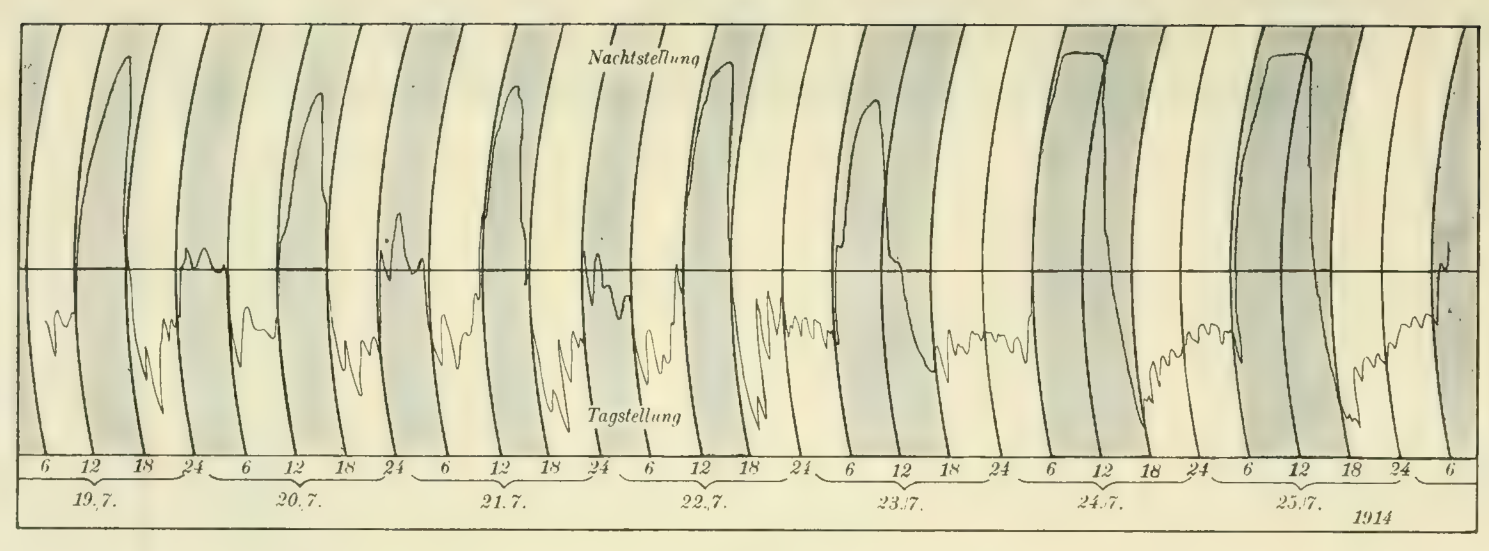


Fig. 35 *B*.

Fig. 35 *A* u. *B*.

Flemingia congesta. Gelenk frei. Die Pflanze kam am 12. 7. 1914 um $9^{1}/_{2}$ Morgens aus dem Nordhaus in das Versuchszimmer, wurde bis 9 Abends dunkel gehalten und dann mit vier 32kerzigen Wolframlampen bis zum 17. 7. 12 Mittags dauernd beleuchtet. Von da ab trat ein 6:6stündiger und zum Schluß ein 12:12stündiger Beleuchtungswechel ein. Abstand zwischen Lampe und Versuchsblatt ca. 38 cm. Entfernung von Gelenkbasis bis Faden 22 mm. Schreibhebel 90:180 mm. Temperatur 21,1—22,0 C. Tagesschwankungen bis 0,3 C. $^{2}/_{3}$ der natürlichen Größe. In der Kurve, welche gleichzeitig von dem ebenso behandelten anderen Blatt geschrieben wurde, trat die 12 : 12stündige Bewegungstätigkeit nicht so stark hervor.

geführt worden war. Vielleicht ist es auch so zu verstehen, daß in der Kurve (Fig. 36 A) die Nachschwingungen der Tagesperiode in der Dauerbeleuchtung nur wenig abnahmen, solange diese sich

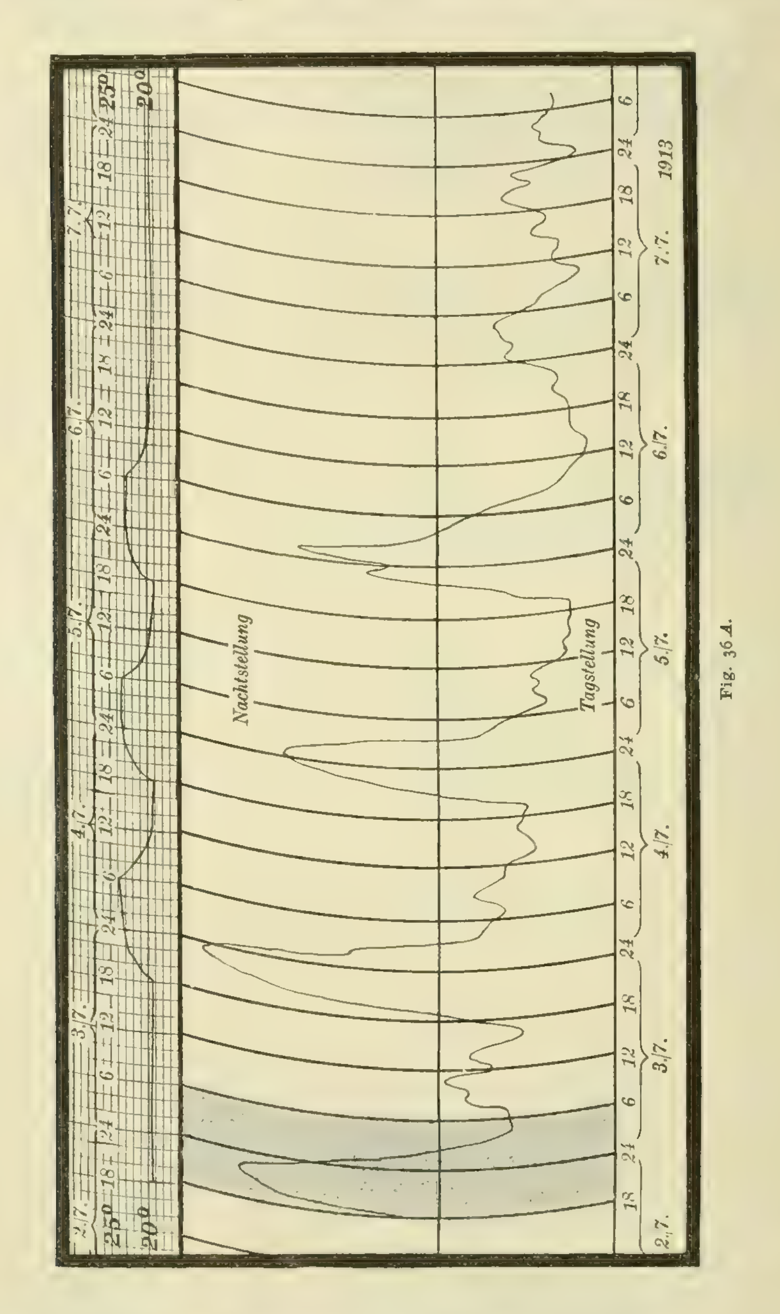


Fig. 36 A.

gleichsinnig mit den Bewegungsreaktionen kombinierten, welche durch die tagesperiodischen Temperaturschwankungen von 3—5 C ausgelöst wurden. Sollten weitere Untersuchungen zeigen, daß die

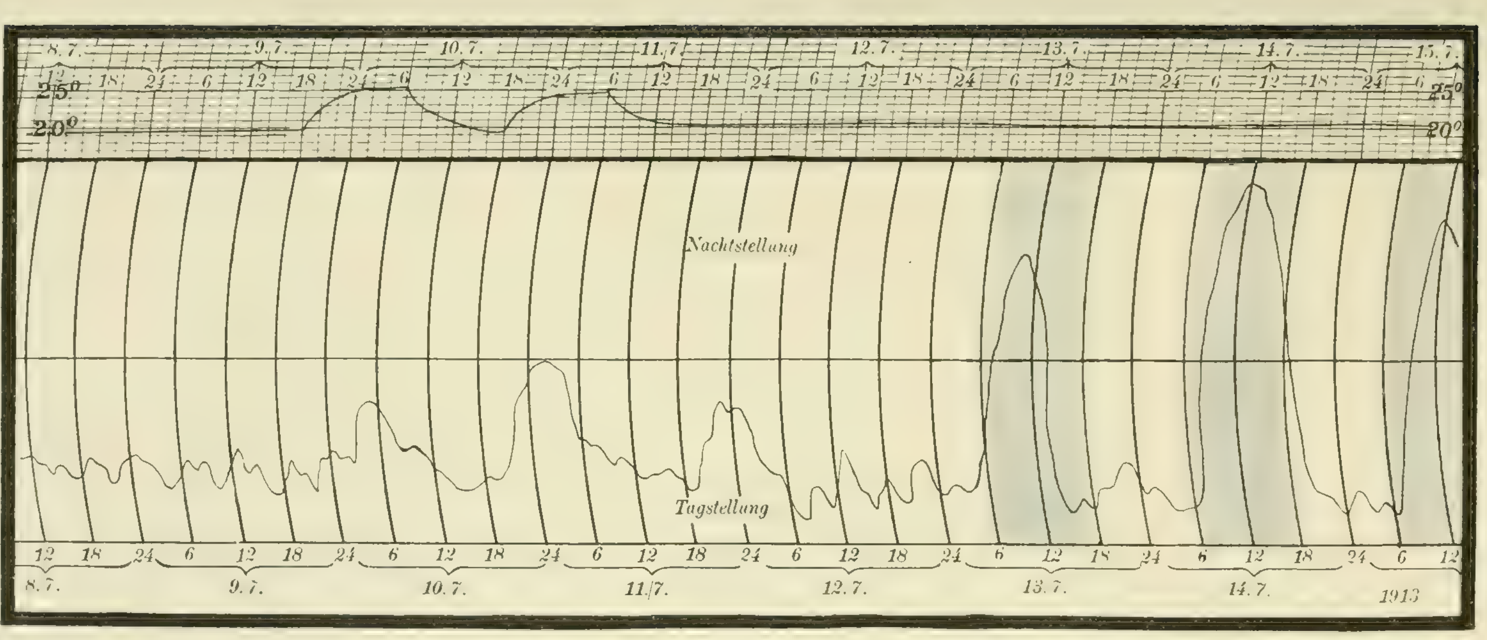


Fig. 36 *B*

Fig. 36 *A* u. *B*

Flemingia congesta. Gelenk verdunkelt. Nachdem die Pflanze nach dem Bandagieren 5 Tage im Nordhause verweilt hatte, kam sie am 2. 7. 1913 Abends in das Versuchszimmer, blieb bis zum anderen Morgen dunkel und wurde von nun ab bis zum 12. 7. 6 Morgens dauernd mit vier 25kerzigen Wolframlampen beleuchtet. Aus der Figur ist zu ersehen, daß vom 3. 7. bis zum 6. 7. und wiederum vom 9. 7. bis zum 11. 7. ein tagesperiodischer Temperaturwechsel und schließlich, bei konstanter Temperatur, ein tagesperiodischer Beleuchtungswechsel ausgeführt wurde. Abstand zwischen Lampen und Versuchsblatt ca. 40 cm. Entfernung von Gelenkbasis bis Faden 25 mm. Schreibhebel 90:180 mm. $^2/_3$ der natürlichen Größe. Das zugleich und in derselben Weise behandelte Blatt einer anderen Pflanze lieferte eine übereinstimmende Kurve.

Gelenke von Flemingia tatsächlich in der besagten Weise thermonastisch reagieren, so würden bei dem üblichen Gang der Temperatur im Freien, sowohl am Morgen, als auch am Abend die photonastischen und thermonastischen Bewegungsbestrebungen gerade entgegengesetzt gerichtet sein. Ebenso würde z. B. bei dem Erwärmen des Gelenks die etwa durch die einsetzende Beleuchtung ausgelöste thermonastische Reaktion reduzierend auf den photonastischen Bewegungserfolg wirken.

§ 6. Versuche mit dem Gelenk des Hauptblattstiels von Mimosa Speggazzinii.

Die folgenden Mitteilungen haben nur den Zweck auf einige Erfahrungen bei Versuchen mit dem verdunkelten Gelenk des Hauptblattstiels vom Mimosa Speggazzinii hinzuweisen, die bei ferneren Untersuchungen vielleicht einigen Nutzen gewähren können.

Bei der Bandagierung wurde nicht nur das Gelenk, sondern auch der dieses tragende Stengelteil mit schwarzer Watte umhüllt und diese durch je eine Fadenschlinge oberhalb und unterhalb des Gelenks an den Stengel, sowie außerdem an den Blattstiel angepreßt. Da aber das mäßig dicke Gelenk mit geringerer absoluter Energie[1]) arbeitet, so kann man nur bei besonders vorsichtiger und lockerer Umhüllung mit einer nicht zu ansehnlichen Watteschicht darauf rechnen, daß schöne Bewegungen ausgeführt werden. Infolgedessen wurde wohl ein minder vollständiger Lichtabschluß erzielt, als bei den kräftigen Gelenken von Phaseolus und Flemingia, was zur Folge hatte, daß das unterhalb der Wattehülle befindliche Wynnepapier bei den im Nordhaus stehenden Pflanzen von Mimosa nach einigen Tagen eine merkliche Färbung zu zeigen pflegte (vgl p. 7, 87). Einen besseren und wohl zureichenden Lichtabschluß erzielte ich aber dadurch, daß ich aus Papier das innen schwarz, außen weiß gefärbt war, eine Art Kästchen bildete, das die entsprechende bandagierte Stengelpartie umfaßte und andererseits über das mit schwarzer Watte umhüllte Gelenk so herausragte, daß der Blattstiel durch einen Spalt hervortrat, der freie Bewegungstätigkeit gestattete.

1) Pfeffer, Einfluß von mechanischer Hemmung und von Belastung auf die Schlafbewegungen 1911, p. 194, 263. — Das Hauptgelenk des Blattes von Mimosa pudica ist freilich kräftiger, doch ist diese Pflanze weniger widerstandsfähig als Mimosa Speggazzinii.

Aber auch schon dann, wenn diese Einrichtung für eine weitergehende Abhaltung des Lichts nicht angebracht war, ergab sich, daß sowohl im Tageslicht, als auch bei künstlicher Beleuchtung nach einiger Zeit die Bewegungen (auch die Stoßreizbarkeit) abnahmen und aufhörten, daß also das Gelenk von Mimosa Speggazzinii in Dunkelstarre verfiel, aus der es, bei rechtzeitiger Entfernung der Wattehülle, durch den Zutritt des Lichts wieder in den aktionsfähigen Zustand zurückgeführt werden konnte. Jedoch wird dadurch gegenüber den Gelenken von Phaseolus und Flemingia nur ein relativer Unterschied gekennzeichnet, da auch bei diesen Pflanzen die umhüllten Gelenke immer oder bedingungsweise etwas früher dunkelstarr werden dürften, als die beleuchteten Gelenke. Es ist ferner nicht auffallend, erschwert aber das Arbeiten, daß sich bei den umhüllten Gelenken von Mimosa die Dunkelstarre in einer individuell recht verschiedenen Zeit einstellt. So fand ich in einem vergleichenden Versuch, bei dem im Nordhaus, neben den Objekten mit umhüllten Gelenk, eine Anzahl gleichartiger Pflanzen von Mimosa Speggazzinii stand, denen durch einen übergestülpten schwarzen Pappzylinder das Licht ganz entzogen war, daß bei diesen die Bewegungstätigkeit (auch die Stoßreizbarkeit) im Laufe von 5—12 Tagen aufhörte, während bei den Pflanzen mit umhüllten Gelenken derselbe Zustand in einer zwischen 10 und 25 Tagen liegenden Zeit erreicht wurde.

Solange das umhüllte Gelenk gut bewegungsfähig ist, wird von ihm, sofern die umhüllende Watte nicht zu sehr hemmt, eine ähnliche Bewegungskurve geschrieben, wie von einem freien Gelenk.[1]) Gleiches wurde auch bei den Versuchen in künstlicher Beleuchtung beobachtet, bei denen Oberlicht angewandt wurde (p. 14). Unter diesen Umständen trat in einem tagesperiodischen Lichtwechsel (vier fünfundzwanzigkerzige Wolframlampen), bei Verlegung der Beleuchtungszeit auf die Nachtzeit, auch in dem Hauptgelenk von Mimosa Speggazzinii schnell eine synchrone Verschiebung des Bewegungsganges um zwölf Stunden ein. Bei Anwendung von kontinuierlicher Beleuchtung mit vier fünfundzwanzigkerzigen Lampen stellte sich in dem umhüllten Gelenk unserer Pflanze, unter Ausklingen der Schlafbewegungen,

1) Pfeffer, Untersuchung über die Entstehung der Schlafbewegungen 1907, p. 380; u. l. c. 1911, p. 194.

ein kurzperiodischer Bewegungsgang auch dann in ähnlicher Weise ein, wie bei dem freien Gelenk,[1]) wenn das Blatt noch durchaus reaktionsfähig war. Somit verhielt sich das Hauptgelenk von Mimosa ähnlich wie das Blattgelenk von Flemingia.[2]) Aus solchem Verhalten kann aber, wie früher (p. 94) gezeigt wurde, noch nicht geschlossen werden, daß den Blattstielgelenken von Mimosa Speggazzinii eine tagesautonomische Bewegungsbefähigung abgeht. Versuche um zu entscheiden, welchen Erfolg submaximale photonastische Reizungen haben (p. 94) oder wie sich die im Dunkeln aktionsfähig erzogenen Blätter verhalten (p. 49), habe ich nicht angestellt.

1) Pfeffer, l. c. 1911, p. 380.

2) Diese Arbeit p. 91. — Die Blättchen der Fiederstrahlen von Mimosa Speggazzinii verhalten sich ähnlich wie die von Albizzia lophantha, Pfeffer, l. c. 1907, p. 336.

Kapitel IV.

Allgemeines.

§ 7. Beispiele für das Vorhandensein und das Fehlen von tagesautonomischen Bewegungen.

Wie schon in der Einleitung (Kap. 1) bemerkt ist, wurde bereits im Jahre 1805 von A. P. de Candolle die Frage aufgeworfen, ob die Schlafbewegungen durch den Lichtwechsel erzeugt werden, oder ob dieser nur als Regulator einer autonomen tagesperiodischen Bewegungstätigkeit in Betracht kommt. Ferner ist in der Einleitung darauf hingewiesen, daß ich bei meinen Studien (1875 u. 1907) zu dem Schluß kommen mußte, daß die Schlafbewegungen photonastische Reaktionen seien, weil dieselben in allen meinen Versuchen bei Konstanz der Beleuchtung und aller anderen Außenbedingungen auch dann erloschen, wenn sich die Pflanze in einem völlig reaktionsfähigen Zustand befand. Dieses Resultat war dadurch bedingt, daß eine bestehende tagesautonomische Befähigung nur unter gewissen Bedingungen zur Betätigung kommt, unter anderen Bedingungen also nicht bemerklich wird. Tatsächlich ist aber eine tagesautonomische Befähigung nicht bei allen Pflanzen vorhanden, wie die in § 1—6 mitgeteilten Untersuchungen zeigen, auf Grund derer wir nun zusammenfassend das Zustandekommen der Schlafbewegungen mit und ohne tagesautonomische Betätigung, sowie das Verhalten dieser Befähigung unter verschiedenen Bedingungen und bei dem Zusammenwirken mit photonastischen Wirkungen betrachten wollen. Zu diesem Zweck soll in diesem Paragraph zunächst dargelegt werden, in wie weit den benutzten Versuchsobjekten die Befähigung zu tagesautonomischer Betätigung zukommt oder abgeht. Wir müssen uns aber bei diesen, wie bei allen folgenden Erörterungen im wesentlichen an die in Bezug auf die vorliegenden Fragen untersuchten Objekte halten, da sich ohne spezielle Studien zumeist nicht entscheiden läßt, ob eine tagesautonomische Befähigung vorhanden ist oder fehlt.

Ein schönes Beispiel für die Befähigung zu autonomen tagesperiodischen Bewegungen bieten die Blüten von Calendula arvensis, die sich, wie Stoppel zeigte, auch bei Lichtabschluß entwickeln und unter diesen Umständen auch dann tagesperiodische Bewegungen von ansehnlicher Amplitude ausführen, wenn während der Entwicklung und fernerhin die Außenbedingungen konstant gehalten wurden und werden. Kommen aber derartige Blüten oder solche die im Tageswechsel Schlafbewegungen ausführten in Dauerbeleuchtung, so schwinden die tagesperiodischen Bewegungen und an deren Stelle treten geringfügige andersartige Oszillationen, die somit allein zur Geltung kommen bei denjenigen Blüten, die in Dauerbeleuchtung zur Entwicklung gebracht werden (vgl. p. 46[1])).

Das Ausklingen der Schlafbewegungen tritt auch ein, wenn die Blätter von Phaseolus[2]) aus dem Tageswechsel in konstante Beleuchtung gebracht werden. Unter diesen Umständen werden dann weiterhin in einem kürzeren Rhythmus Oszillationen von geringerer Amplitude ausgeführt, welche sich demgemäß von Anfang an, ohne daß jemals eine tagesperiodische Bewegungstätigkeit auftauchte, bei denjenigen Blättern einstellen, die sich an den in Dauerbeleuchtung erzogenen Pflanzen entwickeln. Tatsächlich besteht aber auch bei den Blättern von Phaseolus die Befähigung zu tagesautonomischen Bewegungen, die eben dann zur Betätigung kommt, wenn das Blattgelenk verdunkelt, die Lamina aber und die übrige Pflanze in Dauerbeleuchtung gehalten werden. Denn unter diesen Umständen werden von den Blättern Bewegungen von ansehnlicher Amplitude ausgeführt, die ungefähr einen tagesperiodischen Rhythmus einhalten. Dieses Verhalten zeigt also in schönster Weise, daß die selbstregulatorischen Tätigkeiten, denen die tagesperiodischen Bewegungen ihre Entstehung verdanken, durch die direkte Beleuchtung des Gelenks derart modifiziert werden, daß sie einen anderen, kürzerperiodischen Rhythmus herbeiführen. Daß diese Erfolge tatsächlich durch einen Stimmungswechsel, also nicht etwa durch eine Herabsetzung der Aktionsfähigkeit bedingt sind, ergibt sich schon daraus, daß bei den in konstanter Beleuchtung befindlichen Pflanzen die Bewegungs- und Reaktionsfähigkeit in vollem Maße fortbestehen (p. 71). Diese erlöschen

1) Es ist hier, wie in allen analogen Fällen, stets vorausgesetzt, daß alle übrigen Außenbedingungen konstant erhalten wurden.

2) Näheres p. 48 ff.

aber, wie der allmähliche Eintritt der Dunkelstarre zeigt, im Dunkeln und offenbar tritt bei Lichtentziehung nur deshalb das Ausklingen und Schwinden der Schlafbewegungen ein. Denn wenn die Blätter von Phaseolus multiflorus im Dunkeln in einem aktionsfähigen Zustand erzogen werden, führen sie, wie Stoppel zeigte, schöne tagesperiodische Bewegungen aus (p. 71).

Die Hemmungen, welche mit dem Übergang in die Dunkelstarre verknüpft sind, fallen wie bei den Blüten von Calendula, auch bei denen von Tulipa Gesneriana[1]) weg, die sich sowohl im Dunkeln, als auch in Dauerbeleuchtung bei schwachem oder starkem Licht in einem voll aktionsfähigen Zustand entwickeln und entfalten. Dabei macht sich in keiner Phase der Entwicklungsperiode irgend eine Andeutung einer tagesperiodischen Bewegungsbestrebung bemerklich. Gegen die Existenz einer tagesautonomischen Bewegungstätigkeit spricht ferner der Umstand, daß im Anschluß an eine hervorgerufene thermonastische Reaktion keine oder nur eine unbestimmte Nachwirkungsbewegung hervortritt. Da derartige Resultate immer erhalten wurden, gleichviel ob sich die Pflanze bei 9 C, oder bei 25 C oder in einer zwischenliegenden konstanten Temperatur befand, so ist es wohl als sicher anzusehen, daß eine tagesautonomische Befähigung entweder gar nicht besteht oder doch unter den genannten und somit auch unter den in der Natur normalerweise in Betracht kommenden Verhältnissen nicht zur Betätigung kommt.

Für die uns vorliegende prinzipielle Frage ist es ohne Belang, daß die Blüten von Tulipa Wachstumsbewegungen ausführen und hauptsächlich auf Temperaturschwankungen, die beiden anderen genannten Objekte dagegen wesentlich auf Lichtschwankungen reagieren. Zudem arbeiten mit Wachstumsbewegungen auch die Blüten von Calendula, während die ebenfalls mit tagesautonomischer Bewegungsfähigkeit ausgestatteten Blätter von Phaseolus Variationsbewegungen vollbringen. Diese kommen aber auch den Blättchen von Albizzia lophanta und Flemingia zu, bei denen eine tagesautonomische Bewegungsbefähigung nicht nachzuweisen ist.

Allerdings wurden keine Versuche mit solchen Blättchen von Albizzia[2]) angestellt, die sich im Dunkeln in einem aktionsfähigen Zustand entwickelt hatten und ferner wurde nicht das Verhalten

1) Vgl. p. 17. 2) Näheres vgl. p. 27.

von Blättchen geprüft, bei denen nur die Lamina dauernd beleuchtet, das Gelenk aber verdunkelt war. Da aber sowohl bei stärkerer, als auch bei sehr schwacher Dauerbeleuchtung, nach dem Ausklingen der Nachschwingungen nichts von tagesperiodischen Bewegungsbestrebungen zu bemerken war, da außerdem gleiches auch bei den in das Dunkle versetzten Pflanzen dann beobachtet wurde, wenn sie noch im vollsten Maße photonastisch reagierten, so wird durch diese Erfahrungen sehr wahrscheinlich gemacht, daß tagesperiodische Bewegungsbestrebungen unter den normalerweise gebotenen Bedingungen nicht zur Betätigung kommen. Dafür spricht ferner, daß von solchen Bestrebungen auch nichts zu bemerken ist, wenn bei stärkerem oder bei ganz schwachem Licht durch einen 6 : 6-, 3 : 3- oder 2 : 2-stündigen Beleuchtungswechsel ein entsprechender Bewegungsrhythmus hervorgerufen wird.

Entscheidend aber ist der Umstand, daß bei schwacher tagesperiodischer photonastischer Reizung ein geringer, mit dem Reiz zunehmender synchroner Bewegungsgang ausgelöst wird. Denn wenn eine nutzbare tagesautonomische Befähigung bestehen sollte, so muß man doch erwarten, daß diese gerade bei tagesperiodischer Lichtreizung aktiviert würde, daß also deshalb schon bei schwacher photonastischer Reizung die volle oder doch eine sehr ansehnliche Schlafbewegung veranlaßt würde. Sollte aber dennoch den Blättchen von Albizzia eine tagesautonomische Bewegungsbefähigung zukommen, die unter andersartigen Bedingungen aktivierbar ist, so würde doch die Tatsache bestehen bleiben, daß diese tagesautonomische Befähigung für das Zustandekommen der normalen Schlafbewegungen keine Bedeutung hat (p. 32, 94).

Auf Grund analoger Erfahrungen und Erwägungen läßt sich ferner behaupten, daß auch bei den Blättern von Flemingia congesta eine tagesautonomische Bewegungsbefähigung, falls sie bestehen sollte, für das Zustandekommen der normalen Schlafbewegungen ohne wesentliche Bedeutung ist. Denn auch bei den Blättern von Flemingia ruft eine schwache tagesperiodische, photonastische Reizung nur eine geringe Bewegungsamplitude hervor, die mit Zunahme des Reizes gesteigert wird. Gegen die Existenz einer tagesautonomischen Befähigung bei Flemingia spricht ferner die Tatsache, daß die Blätter dieser Pflanze in Dauerbeleuchtung sowohl bei freiem, als auch bei umhülltem Gelenk kurzperiodische Bewegun-

gen vollbringen, also nicht, wie die von Phaseolus, bei Verdunklung des Gelenks zu tagesautonomischen Bewegungen übergehen. Da aber durch das zuletzt genannte Verhalten das Fehlen der tagesautonomischen Befähigung nicht gerade in einwandsfreier Weise erwiesen wird (p. 94), so läßt sich nicht sicher behaupten, daß eine solche Befähigung auch dem Blattstielgelenk von Mimosa Speggazzinii abgeht, falls dieses, wie es ja scheint (p. 108), sich im freien und im umhüllten Zustand bei Dauerbeleuchtung analog verhält, wie das Blattgelenk von Flemingia. Beachtenswert ist, daß außerdem die reaktionellen Eigenschaften der Blätter von Flemingia und Phaseolus gewisse Ähnlichkeiten bieten und daß u. a. bei beiden durch einen tagesperiodischen Beleuchtungswechsel sowohl bei freiem als auch bei verdunkeltem Gelenk ein entsprechender Bewegungsgang veranlaßt wird.

Jedenfalls ergibt sich aus den an einigen Objekten gewonnenen Erfahrungen, daß tagesautonomische Bestrebungen nicht bei allen schlaftätigen Organen vorhanden sind. Denn wenn auch durch negative Resultate nicht erwiesen werden kann, daß die Existenz einer unter bestimmten Bedingungen erweckbaren, tagesautonomischen Befähigung, unmöglich ist, so würde doch eine solche Befähigung, die unter den bei der Schlaftätigkeit in Betracht kommenden Verhältnissen nicht in Aktion tritt, keine praktische Bedeutung haben.

In wie weit bei anderen als den hier behandelten schlaftätigen Pflanzen eine tagesautonomische Befähigung vorhanden ist oder fehlt, läßt sich nur durch weitere Untersuchungen entscheiden und es ist deshalb nicht geboten, auf Grund der derzeit vorliegenden Erfahrungen[1]) zu beleuchten, was etwa in Bezug auf unsere Fragen bei anderen Objekten zu erwarten sein dürfte. Es sei auch nur kurz daran erinnert, daß aus einer gewissen Ähnlichkeit im reaktionellen Verhalten nicht auf Übereinstimmung in Bezug auf Vorhandensein oder Fehlen der tagesautonomischen Befähigung geschlossen werden kann und daß eine solche auch zwei Objekten zukommen kann, deren Reaktionsvermögen außerdem wesentliche

---

1) Vgl. Pfeffer, l. c. 1907 u. 1911, R. Stoppel, l. c. 1910, sowie die in diesen Arbeiten zitierte Literatur. Ferner z. B. Faber, Berichte d. Deutsch. Bot. Gesellsch. 1913, p. 283 (Biophytum Apodiscias), Seeger, Sitzungsb. d. Wiener Akadem. 1912, Bd. 121, Abt. I p. 1089; Ulrich, Contribut. of the Botanic. Laboratory of Pennsylvania 1911, Bd. 3, p. 211.

Verschiedenheiten bietet. Übrigens zeigt der Vergleich des Blattstielgelenks und der Blättchen von Mimosa Speggazzinii,[1]) sowie des Endblattes und der Seitenblättchen von Desmodium gyrans,[2]) daß Bewegungstätigkeit und Reaktionsvermögen selbst bei den Teilen desselben Blattes verschiedenartig sein können.

Beiläufig mag noch darauf hingewiesen werden, daß nach den vorliegenden Erfahrungen die Schlafbewegungen bei Dauerbeleuchtung allgemein auszuklingen scheinen,[3]) womit nicht ausgeschlossen ist, daß es Ausnahmen von dieser Regel gibt. Andererseits ist einleuchtend, daß überall, wo sich Dunkelstarre einstellt, die Schlafbewegungen nach der Entziehung des Lichts schließlich ausklingen müssen. Jedoch ist es möglich, daß fernerhin auch Objekte gefunden werden, bei denen die Schlafbewegungen im Dunkeln zum Stillstand kommen, obgleich Aktionsfähigkeit und tagesautonomische Befähigung vorhanden sind.

§ 8. Die aitionastische Reaktionsfähigkeit.

Sofern tagesautonomische Bewegungen nicht in Betracht kommen, wie das bei den Blüten von Tulipa, sowie bei den Blättchen von Albizzia und Flemingia der Fall ist, sind die Schlafbewegungen jedenfalls nur aitionastische Reaktionserfolge, die durch den täglichen Wechsel der Beleuchtung oder der Temperatur hervorgerufen werden.[4]) In diesem Falle gelten also in Bezug auf die Entstehung der Schlafbewegungen dem Wesen der Sache nach alle diejenigen Schlußfolgerungen, die ich früher (1907) generell unter der Voraussetzung ableitete, daß tagesautonomische Bewegungen allgemein fehlen. Wenn aber die Befähigung zu solchen, wie bei

1) PFEFFER, l. c. 1907, p. 382.

2) PFEFFER, l. c. 1907, p. 401.

3) Außer bei den schon genannten Objekten wurde solches von mir (l. c. 1907, p. 307, 401 etc.; l. c. 1875, p. 35) beobachtet bei den mit Variationsbewegungen arbeitenden Blättern von Lourea vespertilionis, Trifolium pratense, Desmodium gyrans, sowie bei den mittelst Wachstumstätigkeit sich bewegenden Blättern von Impatiens parviflora und Siegesbeckia orientalis.

4) Da bei den Schlafbewegungen im wesentlichen nur photonastische und thermonastische Reaktionen in Betracht kommen, so lassen wir hier hydronastische oder andersartige nastische Bewegungen außer acht. Bei entsprechender Reaktionsfähigkeit können tagesperiodische nastische Bewegungen natürlich auch durch den rhythmischen Wechsel anderer Außenfaktoren erzielt werden. Vgl. z. B. PFEFFER, Pflanzenphysiol. II. Aufl. B. 2, p. 497, 248; l. c. 1907, p. 404; KNIEP, Handwörterbuch d. Naturwissenschaft. 1907, Bd. 8, p. 313.

den Blättern von Phaseolus und den Blüten von Calendula vorhanden ist, so ergeben sich die uns entgegentretenden Bewegungen im allgemeinen als Resultanten aus dem Zusammengreifen der autonastischen Bestrebungen und der aitionastischen Reaktionen, die auch bei diesen Objekten normalerweise eine hervorragende Rolle spielen. Jedoch ist es bei diesen physiologischen Vorgängen oft schwierig oder unmöglich, die Rolle und die Bedeutung der einzelnen Faktoren zu präzisieren[1]), da man ja dem Erfolg nicht ansehen kann, in wie weit die in Frage kommenden Fähigkeiten und Tätigkeiten durch die obwaltenden Bedingungen, also auch durch die wechselseitigen Beeinflussungen, einseitig oder allseitig ausgeschaltet, eingeschaltet oder modifiziert werden (vgl. § 7 und 9). In der Tat haben wir erfahren, daß die tagesautonomische Befähigung nicht unter allen Bedingungen zur Betätigung kommt, und es ist auch wohl möglich, daß unter Umständen die autonome Bewegungstätigkeit durch die aitionastische Aktion oder diese durch die autonome Tätigkeit ausgeschaltet oder modifiziert wird. Da diese und andere Beziehungen aber mit den Bedingungen, also u. a. auch schon mit der Intensität der Reizung, Verschiebungen erfahren können, so ist es denkbar, daß bei der Ausführung der Schlafbewegungen das eine Mal mehr die autonome, das andere Mal mehr die aitionome Tätigkeit in den Vordergrund tritt.

Diese und andere Umstände bringen es auch mit sich, daß es öfters schon schwierig ist, zu entscheiden, ob eine tagesautonomische Befähigung vorhanden oder nicht vorhanden ist. Sofern eine solche Fähigkeit besteht, wird dadurch die nähere Feststellung der aitionastischen Reaktionsverhältnisse erschwert, da man zunächst nicht weiß, in wie weit z. B. bei den durch einen Beleuchtungswechsel erzielten Erfolg Ausschaltung, Einschaltung oder Modifikation der autonomen Tätigkeit beteiligt sind. Übrigens dürfte diesen Objekten in prinzipieller Hinsicht ein ähnliches aitionastisches Reaktionsvermögen zukommen, wie denjenigen Organen, bei denen eine tagesautonomische Bewegungsbefähigung keine Rolle spielt. Natürlich ergibt sich auch bei diesen der aitionastische Erfolg als eine komplexe Resultante[2]), bei der auch die Nachschwingungen der Tagesperiode als ein Faktor in Betracht kommen können, der

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiol. II. Aufl. Bd. 2, p. 362.
2) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiol. II. Aufl., Bd. 2, p. 361.

sich indes ausschalten läßt, indem man z. B. von Objekten ausgeht, bei denen in Dauerbeleuchtung die tagesperiodische Bewegungstätigkeit ausgeklungen ist.

Das Wesen und das Zustandekommen der aitionastischen Reaktionen muß zwar als bekannt vorausgesetzt werden[1]), jedoch dürfte es vorteilhaft sein, hier nochmals besonders auf einige Verhältnisse hinzuweisen, die bei der Behandlung der uns hier beschäftigenden Fragen öfters nicht gebührend berücksichtigt worden sind. Zunächst sei daran erinnert, daß das Zustandekommen einer aitionastischen Reaktion eine physiologische Dorsiventralität erfordert[2]), welche derart sein muß, daß die antagonistischen Gewebe infolge des Wechsels der allseitig gleichen Beleuchtung, Temperatur usw. relativ ungleiche Dimensionsänderungen ausführen, gleichviel ob diese durch Wachstum (Nutationsbewegungen) oder durch elastische Verlängerungen oder Verkürzungen (Variationsbewegungen) erzielt werden.[3])

Sofern diese ungleichen Dimensionsänderungen in den antagonistischen Geweben mit verschiedener Schnelligkeit verlaufen, aber schließlich denselben Wert erreichen, wird das Organ nach Vollführung von Krümmungsbewegungen (Übergangsreaktionen, transitorischen oder rückregulierenden Bewegungen) in die frühere Gleichgewichtslage zurückkehren, während diese dauernd verschoben wird (stationäre oder permanente Erfolge, Gleichgewichtsverschiebungen), wenn das relative Wachstums- oder Expansionsverhältnis infolge der Überführung in eine andere konstante Beleuchtung, Temperatur usw.

1) Vgl. PFEFFER, Pflanzenphysiol. II. Aufl. Bd. 2, p. 476; Untersuchung. üb. d. Entstehung der Schlafbewegungen 1907, p. 405. An diesen Stellen ist auch hervorzuheben, daß geringfügige aitionastische Bewegungen häufig vorkommen. Beispiele hierfür finden sich auch bei BOSE, Plant response 1906, p. 624.

2) Hierbei kann es sich um eine stabile Dorsiventralität handeln, oder auch um eine labile (veränderliche) Induktion, wie sie in den Blattgelenken von Phaseolus durch geotropische Beeinflussung hergestellt wird. Siehe PFEFFER, Pflanzenphysiol. II. Aufl., Bd. 2, p. 508; STOPPEL, Bericht. d. Botan. Gesellschaft 1912, Generalversammlung p. (33). Ähnlich verhält sich nach von FABER (Bericht. d. Botan. Gesellschaft 1913, p. 283) Biophytum Apodiscias. — Übrigens dreht es sich bei der Unterscheidung von Nastien und Tropismen um Aufstellung von Typen, die sich nicht immer scharf auseinanderhalten lassen. Vgl. PFEFFER, Pflanzenphysiol. II. Aufl., Bd. 2, p. 356.

3) Bezüglich unserer Kenntnisse über die Mechanik und die zu Grunde liegenden Vorgänge siehe PFEFFER, Der Einfluß von mechanischer Hemmung und Belastung auf die Schlafbewegungen 1911, p. 265, 255; ferner l. c. 1907, p. 409; Pflanzenphysiol. Bd. II, p. 513.

eine dauernde Veränderung erfährt.[1]) Da aber diese Überführung mit einmaligen oder wiederholten Oszillationen über und um die Gleichgewichtslage verknüpft sein kann, da es ferner alle Abstufungen von ansehnlicher bis geringfügiger Verschiebung der Gleichgewichtslage gibt und da sich diese zudem, trotz der Konstanz der Außenbedingungen, mit dem Entwicklungsstadium usw. ändern kann, so gibt es natürlich keine scharfe Grenze zwischen den beiden Reaktionstypen.[2])

Eine Verschiebung der Gleichgewichtslage in Verbindung mit transitorischen Oszillationen tritt uns in auffälliger Weise entgegen, wenn die Blüten von Tulipa oder Crocus plötzlich in eine höhere oder niedere konstante Temperatur gebracht werden. Bei diesen Objekten läßt sich denn auch durch eine genügend langsame Steigerung oder Verminderung der Temperatur erreichen, daß der Übergang in die neue Gleichgewichtslage ohne eine transitorische Oszillation ausgeführt wird (§ 1).

Voraussichtlich wird eine derartig weitgehende Ausschaltung der Übergangsbewegungen bei vielen schlaftätigen Organen erreichbar sein, wenn die Überführung in eine andere konstante Beleuchtung oder Temperatur genügend langsam ausgeführt wird. Gelingt also eine solche Ausschaltung, so werden bei denjenigen Organen, deren Gleichgewichtslage nur eine geringe Verschiebung erfährt, selbst dann nur geringfügige Bewegungen ausgeführt werden, wenn durch den schnellen Lichtwechsel sehr ansehnliche (transitorische) Krümmungsbewegungen ausgelöst werden. Ob z. B. das Verhalten der Blätter von Albizzia, Flemingia, Phaseolus dieser Annahme entspricht, ist noch nicht geprüft worden. Jedoch läßt sich aus dem, was über das Verhalten der Blätter von Albizzia, Flemingia, Phaseolus bekannt ist entnehmen, daß der besagte Erfolg nur bei sehr allmählicher Veränderung des Beleuchtungswechsels erreichbar sein wird. Natürlich werden die autonomen Bewegungen in allen Fällen in der den obwaltenden Bedingungen entsprechenden Weise fortgesetzt werden.

---

1) Pfeffer, Pflanzenphysiol. II. Aufl., Bd. 2, p. 436, 477, 486, 514 etc. Vgl. auch Pfeffer, Die periodischen Bewegungen d. Blattorgane 1875, p. 134, 171, 23.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiol. II. Aufl., Bd. 2, p. 477; l. c. 1907, p. 406 etc. Über die Veränderung der Gleichgewichtslage mit dem Entwicklungsstadium vgl. außerdem z. B. Pfeffer, l. c. 1875, p. 49; l. c. 1907, p. 310, 316, 337; Biologisch. Zentralblatt 1908, Bd. 28, p. 401.

Zur mechanischen Veranschaulichung dieser Verhältnisse kann ein Metallthermometer dienen, bei dem z. B. der sich bei der Temperaturerhöhung minder ausdehnende Metallstreifen mit einem schlechten Wärmeleiter umgeben sein mag. Denn da sich dieser Metallstreifen jetzt langsamer erwärmt, so wird bei plötzlicher Überführung in eine höhere Temperatur der Zeiger des Thermometers zunächst über die dem konstanten Temperaturgrad entsprechende Lage hinausgehen, während diese ohne eine solche transitorische Oszillation erreicht wird, wenn die Temperatur der Umgebung genügend langsam ansteigt. Besitzen aber die beiden verketteten Metallstreifen denselben Ausdehnungskoeffizienten, so unterbleibt natürlich die Verschiebung der endlichen Gleichgewichtslage, wohl aber kommt bei schnellem Temperaturwechsel eine transitorische Oszillation dann zustande, wenn der eine der beiden Metallstreifen mit einem schlechten Wärmeleiter umkleidet ist.[1])

Liegen nun auch bei physiologischen Vorgängen verwickelte Verhältnisse vor, so ist doch die Unterscheidung von Übergangsreaktionen (transitorischen, rückregulierenden Bewegungen) und Gleichgewichtsverschiebungen (permanenten, stationären Erfolgen) ganz allein auf die uns entgegentretenden Erfolge gegründet.[2]) Also

---

1) Pfeffer, Pflanzenphysiol. II. Aufl., Bd. 2, p. 477; l. c. 1907, p. 407.

2) Es liegt kein Grund vor, von diesen von mir seit geraumer Zeit verwendeten Begriffsbestimmungen (vgl. p. 116 u. p. 16, Anm.) abzugehen, weil R. Stoppel (Zeitschr. f. Bot. 1910, Bd. II, p. 401, 436) die Bezeichnung Übergangsreaktion in einem anderen Sinn verwandte, nämlich zur Kennzeichnung der ersten Phasen der Reaktion, denen sich die ferneren Phasen als Folgereaktion anschließen. Da aber ein jeder Reizerfolg aus einer Kette von Prozessen resultiert, die sich infolge des Reizanstoßes sukzessive und in gegenseitiger Abhängigkeit abspielen, so würde eine Abgrenzung zwischen primären und sekundären Prozeduren (Folgereaktionen) im allgemeinen auch nur dann willkürlich gezogen werden können, wenn uns eine bessere Einsicht in diese internen Vorgänge zur Verfügung stände, während man auch ohne eine solche Einsicht die mit dem Übergang in die bleibende Gleichgewichtslage verknüpften, also transitorischen Bewegungsvorgänge und den Enderfolg soweit unterscheiden kann, als das bei physiologischen Prozessen möglich ist. Falls aber Stoppel, wie es mir scheinen will, mit der Unterscheidung von primärer und Folgereaktion zum Ausdruck bringen will, daß sich in unseren Fällen die rückläufige Phase der aitionastischen Reaktion als Folge (Gegenreaktion) der realisierten Einkrümmung ergibt, so geht sie von einer falschen Annahme aus, da sich die zur rückläufigen Bewegung führenden Prozesse und Bestrebungen auch dann entwickeln, wenn die Ausführung der angestrebten Krümmung durch eine Widerlage unmöglich gemacht ist (vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiol., 2. Aufl., Bd. II, p. 516; l. c. 1911, p. 287, 206, sowie diese Arbeit p. 16, Anm.). Übrigens wird, ebenso wie mit Photonastie usw., auch mit Phototropismus usw., zunächst nur die allgemeine Beziehung zwischen dem

wird mit diesen Definitionen nichts darüber ausgesagt, welcher Art die wohl mannigfachen Prozesse und Verkettungen sind, durch welche die Bewegungen erzielt werden, die somit bei formaler Ähnlichkeit auf verschiedene Weise zustande kommen können. Demgemäß ist es auch möglich, daß in einem gegebenen Fall durch einen Anstoß zwei oder einige Reizungen ausgelöst werden, die sich gleichzeitig oder in zeitlicher Aufeinanderfolge entwickeln und unter wechselseitiger Beeinflussung direkt oder indirekt den Verlauf der Bewegungen bestimmen und regulieren.[1])

Selbstverständlich hängt es in erster Linie von den spezifischen Eigenschaften des Objektes ab, ob dieses vorwiegend auf Licht- oder Temperaturschwankungen usw. reagiert, ob ferner der Bewegungsvorgang bald oder erst lange nach dem Reizanstoß bemerklich wird und wie derselbe des weiteren verläuft. Wir wollen indes an dieser Stelle nicht näher auf diese Punkte eingehen[2]) und auch nicht diskutieren, inwieweit die verschiedenen Bewegungserfolge durch die Perzeptions- und Induktionszeit, sowie durch die Entwicklung und den Verlauf der sensorischen und motorischen Prozesse verursacht sein mögen. Wie dem aber auch sei, so ist doch einleuchtend, daß ein kurzperiodischer aitionastischer Bewegungsrhythmus nur bei Vorhandensein einer genügend schnellen Reaktionsfähigkeit zu erwarten ist, da andernfalls z. B. der Beleuchtungswechsel immer schon eintritt, bevor eine genügende Reizung erzielt ist, und da sich zudem die antagonistischen Wirkungen des Verdunkelns und Erhellens im allgemeinen aufheben.

Unter den von uns näher untersuchten, der tagesautonomischen Bewegungstätigkeit entbehrenden Objekten reagieren die Blättchen von Albizzia lophantha (auch die von Mimosa Speggazzinii) so schnell photonastisch, daß bei einer Verdunklung schon nach 10 Minuten oder sogar noch schneller die ausgelöste Bewegung bemerklich wird (l. c. 1907, p. 319, 413). Bei diesen Blättchen läßt sich denn auch schon bei schwachem Lichtreiz durch einen 6 : 6- 3 : 3- oder 2 : 2-stündigen Beleuchtungswechsel, bei stärkerem Licht-

äußeren Anstoß und dem Reaktionserfolg gekennzeichnet. Des weitern muß dann natürlich in jedem Falle unser Streben dahin gehen, die zu grunde liegende Prozesskette (mit Einschluß der Gegenreaktionen usw.) aufzuklären (vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiol., 2. Aufl., Bd. I, p. 4; Bd. II, p. 429, 516, 524; l. c. 1911, p. 208, Anm.).

1) Pfeffer, Pflanzenphysiol., 2. Aufl., Bd. II, p. 361, 477, 514 usw.; l. c. 1907, p. 415.

2) Vgl. Pfeffer, l. c. 1907, p. 411 ff.

reiz auch schon durch einen 1 : 1-stündigen Beleuchtungswechsel, ein isochroner Bewegungsgang hervorrufen (p. 33, Fig. 10—13, l. c. 1907, p. 319). Ebensoschnell, oder vielleicht noch schneller, reagieren die Blüten von Tulipa Gesneriana (auch die von Crocus) auf Temperaturschwankungen, durch die bei diesen Objekten ebenfalls noch ein 2 : 2-stündiger oder ein 1 : 1-stündiger Bewegungsrhythmus verursacht werden kann (p. 24, Fig. 6 u. 8).

Dabei treten sowohl bei den Blättchen von Albizzia, als auch bei den Perigonblättern von Tulipa diese aitionastischen Reaktionskurven sehr schön hervor, weil die nur geringfügige autonome Bewegungstätigkeit kaum störend eingreift. Begreiflicherweise nimmt aber mit der Verkürzung des Reizungsrhythmus die Amplitude der ausgelösten Bewegungen ab und es ist einleuchtend, daß schließlich eine merkliche Bewegungsreaktion nicht mehr hervortreten wird, wenn Erhellung und Verdunklung oder Erwärmung und Abkühlung so schnell aufeinander folgen, daß ein ähnlicher Erfolg erzielt wird, wie bei Dauerbeleuchtung oder bei konstanter Temperatur.

Wesentlich langsamer reagieren die Blätter von Flemingia, bei denen der Beginn der Bewegungsreaktion zumeist wohl erst nach einigen Stunden bemerklich wird, wenn man eine Pflanze verdunkelt, deren Blätter in Dauerbeleuchtung die Schlafbewegungen aufgegeben haben. Da aber die dann vorhandene kurzperiodische autonome Bewegungstätigkeit durch die Einführung eines 3 : 3-stündigen Beleuchtungswechsels nur wenig alteriert wird, so folgt, daß unter diesen Umständen höchstens eine geringe photonastische Reaktion hervorgerufen wird (p. 95, Fig. 34).

Dagegen kommt bei einem 6 : 6-stündigen Beleuchtungswechsel der photonastische Erfolg darin zum Ausdruck, daß von dem Blatte der Flemingia eine Kurve geschrieben wird, die deutlich einen tagesperiodischen Gang mit einer zwischengeschalteten kleineren Oszillation erkennen läßt (p. 95, Fig. 35). Da nun bei diesen Blättern eine tagesperiodische Bewegungstätigkeit nicht in Betracht kommt, so muß der Grund dieses Verhaltens dadurch bedingt sein, daß vermöge der reaktionellen Eigenschaften ein 12 : 12-stündiger Bewegungsrhythmus zustande kommt. Wenn man zur Veranschaulichung eines solchen Verhaltens immerhin auf ein Pendel hinweisen kann, das vermöge seiner Eigenschaften bei jedem beliebigen Anstoß einen bestimmten Schwingungsrhythmus anzunehmen strebt,

so darf man dabei nicht vergessen, daß es sich bei unseren Blättern um das Resultat einer verwickelten physiologischen Reaktion handelt, deren nähere und fernere Faktoren derzeit nicht aufgeklärt sind. Denkbar wäre es z. B., daß die Wiederherstellung der Reaktionsfähigkeit nach der Inanspruchnahme durch eine photonastische Reizung zunächst so langsam fortschreitet, daß nach 6 Stunden durch einen Lichtwechsel einmal nur ein geringer Erfolg erzielt und zugleich das Fortschreiten der Wiederherstellung der Reaktionsfähigkeit nicht ausgeschaltet wird. Jedoch können ebensogut andere Verhältnisse obwalten.

Ein derartiges Resultat kann aber dann, wenn eine tagesautonomische Bewegungsfähigkeit zur Verfügung steht, dadurch bedingt sein, daß sich diese neben der photonastischen Reizung betätigt. Das mag wohl die Ursache sein, daß die Blätter von Phaseolus bei einem 6:6-stündigen Beleuchtungswechsel eine Kurve liefern, in der ein tagesperiodischer Bewegungsgang mehr oder minder hervortritt.[1]) Indes wäre es auch möglich, daß die tagesautonomische Bewegungstätigkeit unter diesen Versuchsbedingungen ausgeschaltet bleibt, daß also der besagte Erfolg in analoger Weise erzielt wird, wie bei Flemingia, oder daß beide Modalitäten zusammengreifen.

Eine bestimmte Beantwortung dieser Fragen kann nur durch spezielle Studien herbeigeführt werden. Derzeit ergibt sich z. B. aus der Tatsache, daß ein 18 : 18-stündiger Beleuchtungswechsel einen isochronen Bewegungsgang hervorruft, zunächst nur, daß die photonastische Wirkung überwiegt. Tatsächlich wird ein solches Resultat, ebenso wie bei den Blättern von Phaseolus (p. 79) und den Blüten von Calendula (p. 47), auch bei Objekten [Blättern von Flemingia (p. 92), Albizzia] erhalten, denen eine tagesautonomische Tätigkeit abgeht.[2]) Demgemäß ist es auch möglich, daß der 18:18-stündige photonastische Bewegungsgang bei Herstellung von Dauerbeleuchtung in ein ausklingendes 12 : 12-stündiges Tempo übergeht. Nachweislich geschieht dieses bei den Blättern von Phaseolus,[3])

1) Vgl. Pfeffer, l. c. 1907, p. 360, Fig. 26; diese Arbeit p. 80.

2) Außerdem ist solches von mir nachgewiesen für die Blätter von Lourea vespertilionis und Impatiens parviflora (Pfeffer l. c. 1907, p. 376, 389). Da bei den Blättchen von Albizzia ein 24 : 24-stündiger Bewegungsrhythmus erzielbar ist (Pfeffer, l. c. 1907, p. 329), so wird sicher auch ein 18 : 18-stündiger erreichbar sein.

3) Pfeffer, l. c. 1907, p. 357 u. Fig. 25.

doch dürften sich analog auch solche Pflanzen verhalten, denen keine tagesautonomische Bewegungstätigkeit, wohl aber in ausgesprochener Weise ein tagesperiodisches Reaktionsbestreben zukommt. Ein solches Reaktionsvermögen scheint in der Tat vielfach, jedoch in einem verschiedenen und z. B. bei den Blättchen von Albizzia in einem geringeren Grade ausgebildet zu sein (p. 45). In allen Fällen ist es aber wohl zu verstehen, daß auch bei den der tagesautonomischen Bewegungstätigkeit entbehrenden Organen das Tempo der typischen Nachschwingungen (die ja den Übergangsreaktionen sich anschließen § 10) nicht mit dem der aitionastischen Reaktionen übereinstimmen muß.

Bei einem genügend schnellen Reaktionsvermögen wird aber ein kürzerperiodischer aitionastischer Bewegungsrhythmus auch bei solchen Objekten erzielbar sein, die mit tagesautonomischer Bewegungsfähigkeit ausgestattet sind. So läßt sich nach Stoppel bei den Blüten von Calendula arvensis durch einen 9:9-, sowie durch einen 6:6-stündigen Beleuchtungswechsel in schönster Weise ein isochroner Bewegungsgang hervorrufen (p. 47). Dagegen kommt bei einem 2 : 2-stündigen Lichtwechsel eine merkliche photonastische Wirkung nicht mehr bei diesen Blüten zustande, die unter diesen Umständen tagesperiodische Bewegungen offenbar deshalb ausführen, weil die tagesautonomische Befähigung zur Betätigung gelangt. Da aber die tagesautonomischen Bewegungen unserer Blüten bei kontinuierlicher Beleuchtung ausgeschaltet werden, so wird sich, wie in analogen Fällen, der Erfolg im allgemeinen als Resultante daraus ergeben, daß mit der Verkürzung des Beleuchtungsrhythmus die photonastische Wirkung abnimmt, der auf die Ausschaltung der tagesautonomischen Bewegungen hinarbeitende Einfluß aber zunimmt. Ob nun das Unterbleiben dieser Ausschaltung bei dem 2 : 2-stündigen Beleuchtungswechsel dadurch bedingt ist, daß mit der Intermittierung der Beleuchtung die wirksame Lichtmenge abnimmt, oder daß durch den Lichtwechsel der Stimmungszustand modifiziert wird, oder daß, besondere die tagesautonomische Befähigung aktivierende Anstöße oder andersartige Einflüsse ausgeübt werden, muß empirisch entschieden werden (vgl. § 10). Dasselbe gilt auch für die Blätter von Phaseolus, bei denen in einem 2 : 2-stündigen Beleuchtungswechsel zwar nicht die volle tagesautonomische Tätigkeit, aber doch ein gewisses Hervortreten tagesperiodischer Bewegungen beobachtet wurde (p. 80, Fig. 24).

Wie alle Reaktionen sind auch die aitionastischen von dem jeweiligen Zustand (der Stimmung) des Objekts abhängig, also auch von den gebotenen Außenbedingungen sowie der Inanspruchnahme durch aitiogene und autogene Tätigkeiten. Eine solche Abhängigkeit kommt auch darin zum Ausdruck, daß nach dem Übertragen aus dem Dunkeln in das Licht eine gewisse und bei manchen Objekten eine längere Zeit verstreichen muß, bevor die Wiederverdunklung eine deutliche photonastische Reaktion auslöst, und daß erst nach längerem Verweilen im Licht die volle Reaktionsfähigkeit gewonnen wird. (Für thermonastische Reaktionen gilt natürlich dasselbe.) Wenn also zur Wiederherstellung der photonastischen Reaktionsfähigkeit eine längere Beleuchtung (bzw. Verdunklung) nötig ist, so wird durch einen etwas kürzeren Beleuchtungswechsel kein entsprechender Bewegungsrhythmus hervorgerufen werden. Durch ein solches negatives Resultat wird also umgekehrt erwiesen, daß die angewandte Zeitdauer der Beleuchtung und Verdunklung zur Wiedergewinnung einer genügenden photonastischen Reaktionsfähigkeit nicht ausreichte.

Aber auch bei den schnell reagierenden Blättchen von Albizzia lophantha wird durch einen 2 : 2-stündigen Beleuchtungswechsel eine geringere photonastische Bewegungsamplitude verursacht, als durch einen 3 : 3-stündigen oder gar durch einen 6 : 6-stündigen Beleuchtungsrhythmus (p. 37, Fig. 10—13; l. c. 1907, p. 319), und ein analoges Resultat ergaben die Versuche, in denen die Blüten von Tulipa Gesneriana einem 1 : 1- oder einem 2 : 2-stündigen Temperaturwechsel unterworfen wurden (p. 24, Fig. 6 u. 8). Da diese Ausschläge bei kürzerem Reizungsrhythmus auch dann geringer ausfallen, wenn man konstante Beleuchtung oder Temperatur einführt, so ergibt sich, daß die geringere Bewegungsgröße nicht etwa die Folge davon ist, daß bei dem kurzperiodischen Wechsel von Beleuchtung oder Temperatur die volle Entwicklung der aitionastischen Reaktion durch die zu frühzeitig einsetzende antagonistische Reizwirkung verhindert wird.

Zur einfachen Kennzeichnung der uns entgegentretenden Tatsachen, also ohne eine bestimmte Voraussetzung über die zu Grunde liegenden Vorgänge, ist man voll berechtigt von Erholungs- und Ruhezeit oder von Herabsetzung der Reaktionsfähigkeit durch die Inanspruchnahme oder von Ausgleich der Erlahmung nach der In-

anspruchnahme zu reden.[1]) Ohne Frage werden freilich alle derartigen Erfolge auf spezifisch verschiedenen und verwickelten Vorgängen beruhen und es ist u. a. auch wohl möglich, daß unter Umständen die reaktionellen Eigenschaften in verschiedenen Phasen der Restauration und der Anpassung an die veränderten Bedingungen sogar in qualitativer Hinsicht Modifikationen erfahren. Alles dieses wird sich aber begreiflicherweise noch verwickelter und mannigfaltiger gestalten können, wenn verschiedenartige Reize und Beeinflussungen zusammengreifen.

§ 9. Über das Zusammengreifen der tagesautonomischen Bewegungen und der aitionastischen Reaktionen.

Bei Vorhandensein einer tagesautonomischen Befähigung ist es aus den bereits (§ 7 u. 8) angegebenen Gründen schwer zu entscheiden, in welcher Weise bei dem Zustandekommen der Schlafbewegungen die tagesautonomische Tätigkeit und die aitionastischen Reaktionen zusammenwirken. Deshalb läßt sich auch nicht immer sicher sagen, ob eine derartige aitionastische Reaktionsfähigkeit vorhanden ist, daß schon durch diese allein die volle Amplitude der Schlafbewegungen hervorgerufen werden kann.

Das ist nachweislich der Fall bei den Blüten von Calendula, wie sich daraus ergibt, daß bei diesen durch einen 6:6-stündigen Beleuchtungswechsel ein isochroner Bewegungsgang verursacht wird, obgleich die tagesautonomischen Bestrebungen abwechselnd gleichsinnig und antagonistisch zusammenwirken. Dabei ist es wohl zu verstehen, daß bei Beleuchtung mit einer 900kerzigen Bogenlampe

1) Da ich diese Bezeichnungen stets in diesem generellen Sinn anwandte (Pfeffer, Pflanzenphysiol., 2. Aufl., Bd. II, p. 503; l. c. 1907, p. 419, 433, l. c. 1875, p. 57), so ist es mir um so weniger verständlich, daß Stoppel (Zeitschr. f. Bot. 1910, Bd. II, p. 435, 446) über die von mir diesen Worten beigelegte Bedeutung in Zweifel ist, als an verschiedenen Stellen hervorgehoben wurde, daß natürlich die zu grunde liegenden näheren und ferneren Faktoren von Fall zu Fall aufgeklärt werden müssen. So ist z. B. wenigstens eine gewisse Aufklärung in Bezug auf die nächsten Faktoren erreicht, wenn sich zeigen läßt, daß die Ausschaltung der Reaktionsfähigkeit nicht auf einer Depression der motorischen Fähigkeiten beruht, oder daß die Realisierung der Reaktion eine vorübergehende Aufhebung der Reizbarkeit zur Folge hat. Letzteres tritt uns z. B. schön darin entgegen, daß die Blattstielgelenke von Mimosa pudica erst einige Zeit nach der Reizung wieder auf Stoß reagieren, und daß bei dem Stengel von Cuscuta Kontaktreizbarkeit und Unempfindlichkeit intermittierend wechseln, weil die Realiserung der Reizung immer wieder die zeitweise Ausschaltung der Reizbarkeit veranlaßt (Pfeffer, Pflanzenphysiol. 2. Aufl., Bd. II, p. 443, 418, 617).

oder mit 2 fünfzigkerzigen Tantallampen (Stoppel, l. c. p. 378) die sukzessiven Ausschläge z. T. ungefähr gleich, z. T. abwechselnd etwas ansehnlicher ausfielen.[1]) Es ist aber zu erwarten, daß diese Differenzen bei Verwendung schwächerer Beleuchtung zunehmen und bei genügender Abschwächung der photonastischen Reizungen so ansehnlich werden, daß sich zwischen den tagesautonomischen Ausschlägen nur noch geringe photonastische Reaktionen einstellen, die sich natürlich ebenfalls in einem 12:12-stündigen Rhythmus wiederholen.[2])

In dieser Weise läßt sich aber die aitionastische Reaktionsfähigkeit nicht erweisen, wenn dieselbe die Erzielung eines 6:6-stündigen Bewegungsrhythmus nicht zuläßt, wie das u. a. bei den Blättern von Phaseolus vulgaris der Fall ist (p. 80, 121). Wohl aber wird bei diesem Objekt das Vorhandensein einer ausgiebigen photonastischen Reaktionsfähigkeit dadurch angezeigt, daß durch einen 18:18-stündigen Beleuchtungswechsel ein isochroner Bewegungsrhythmus veranlaßt wird, der die volle Amplitude der Schlafbewegungen erreicht (Pfeffer, l. c. 1907, p. 357 und Fig. 25; diese Arbeit p. 79, 121 und Fig. 16 C). Dieses Resultat ergibt sich in jedem Falle als Resultante aus der photonastischen Reaktion und den tagesautonomischen Bestrebungen, gleichviel ob die Ausschaltung der tagesautonomischen Tätigkeit oder die relativ höhere Energie der aitionastischen Erfolge es bewirkt, daß die tagesrhythmischen Bestrebungen in der Bewegungskurve nicht oder doch nicht deutlich hervortreten.[3])

Wenn ein derartiges Resultat sowohl bei Beleuchtung mit 4 fünfundzwanzigkerzigen als auch mit 4 zehnkerzigen Lampen gewonnen wurde, so ist doch zu erwarten, daß mit Abnahme der Beleuchtung Kurven geschrieben werden, in denen neben den mit der Reizintensität abnehmenden 18:18-stündigen Rhythmus, der 12:12-stündige Bewegungsgang mehr und mehr hervortritt. Durch

1) Diese Arbeit p. 47, 121, 37. R. Stoppel, Zeitschrift f. Bot. 1910, Bd. 2, p. 398, 443, sowie Fig. 10 u. 39.

2) Die graphische Aufzeichnung wird also dann eine analoge Kurve liefern wie sie aus anderen Gründen bei einem 6:6-stündigen Beleuchtungswechsel von dem Blatt von Flemingia geschrieben wird. Vgl. Fig. 35 (p. 103).

3) Vgl. auch Pfeffer, l. c. 1907, p. 358. Im allgemeinen nimmt die Bewegungsgröße eines Blattes mit der gegen eine Widerlage entwickelten Energie zu. Pfeffer, Einfluß von mechanisch. Hemmung u. Belastung auf die Schlafbewegungen 1911, p. 255.

solche und andere Untersuchungen dürfte es wohl möglich sein, die angedeuteten Probleme bis zu einem gewissen Grad aufzuklären. Eine derartige Aufklärung ist wenigstens derzeit nicht aus der Erfahrung zu entnehmen, daß mit den Blättern von Phaseolus dasselbe Resultat erhalten wird, gleichviel ob das Gelenk verdunkelt oder nicht umhüllt ist, obwohl sich bei Dauerbeleuchtung nur im ersten Falle die tagesperiodische Bewegungstätigkeit abspielt (p. 52) und daß ferner bei Einführung von Dauerbeleuchtung der 18:18-stündige Rhythmus in ein 12:12-stündiges Tempo übergeht (p. 121).

Wohl aber spricht die Tatsache, daß sich ebenso die Blüten von Calendula arvensis verhalten (p. 47) dafür, daß so wie diesen auch den Blättern von Phaseolus eine sehr ausgiebige photonastische Reaktionsfähigkeit zukommt. Dasselbe ist auch daraus zu entnehmen, daß durch einen 18:18-stündigen Beleuchtungswechsel ein isochroner Bewegungsrhythmus allgemein, also auch in Organen hervorgerufen wird, bei denen, wie z. B. bei den Blättern von Flemingia, eine tagesautonomische Betätigung nicht in Frage kommt (p. 121). Dabei deutet der Umstand, daß der 18:18-stündige Bewegungsgang bei Phaseolus ebenso leicht und sicher hervorgerufen wird wie bei Flemingia, noch darauf hin, daß die Erzielung des 18:18-stündigen Reaktionsganges durch die Existenz der tagesautonomischen Bestrebungen nicht erschwert wird.

Nach alledem kann es also nicht zweifelhaft sein, daß, ebenso wie den Blüten von Calendula, auch den Blättern von Phaseolus eine so ansehnliche photonastische Reaktionsfähigkeit zukommt, daß durch diese allein die vollen Schlafbewegungen erzielt werden können. Ferner ergibt sich aus dem Mitgeteilten, daß sich der Erfolg bei einem 18:18-stündigen Beleuchtungsrhythmus in dem schon angedeuteten Sinne als Resultante aus der photonastischen Reaktion und den tagesautonomischen Bestrebungen ergibt, daß also dieser Erfolg nicht etwa, ohne photonastische Betätigung, durch eine zeitliche Verlängerung des tagesautonomischen Bewegungsrhythmus erzielt wird, der ohnehin nicht bei allen in der besagten Art reagierenden Pflanzen in Betracht kommt. In gleicher Weise ist es auch zu verstehen, daß bei den Blüten von Calendula durch einen entsprechenden Beleuchtungswechsel außer einem 18:18- und 6:6-stündigen Bewegungsrhythmus z. B. auch ein 8:8- und ein 9:9-stündiger Bewegungsrhythmus erzielbar ist (p. 47).

Sofern aber durch die tagesautonomische Tätigkeit völlig oder nahezu die höchste Bewegungsamplitude erreicht wird, zu welcher das Organ befähigt ist, so kann natürlich durch das Hinzukommen einer gleichsinnig gerichteten photonastischen Reizung nur eine geringe oder gar keine Vergrößerung des bisherigen Ausschlags hervorgerufen werden. Dem entsprechen auch die Erfahrungen mit den Blättern von Phaseolus vulgaris, deren tagesautonomische Bewegungen in Dauerbeleuchtung bei umhülltem Gelenk sehr ansehnlich zu sein oder auch die volle Amplitude der Schlafbewegungen zu erreichen pflegen (p. 72). Ein analoges Resultat ergibt sich auch aus dem bereits (p. 124) besprochenen 6:6-stündigen Bewegungsgang, der sich bei den Blüten von Calendula arvensis einstellt, wenn sie einem 6:6-stündigen Beleuchtungswechsel unterworfen sind.

Da bei beiden Objekten die tagesautonomische Bewegungsamplitude, sofern sie submaximal war, durch den tagesperiodischen Lichtwechsel eine entsprechende Steigerung erfährt, so folgt daraus, daß die photonastische Reaktionsfähigkeit fortbesteht. Ob diese im vollen Maße vorhanden ist oder ob vielleicht durch die photonastische Inanspruchnahme die tagesautonomische Tätigkeit, je nach der Intensität der Reizung, vermindert oder ganz ausgeschaltet wird, läßt sich dem Erfolg nicht ansehen. Denn dieser würde ebenso ausfallen, wenn sich die dirigierenden (sensorischen) Prozesse beider Vorgänge normal abwickelten, da auch durch das Zusammenwirken beider die Bewegungen nicht über den möglichen Maximalwert getrieben werden können.

Die Verhältnisse bei solchem Zusammengreifen würden selbst dann noch nicht aufgeklärt sein, wenn sich nachweisen ließe, daß auch nach dem völligen Ausschalten der tagesautonomischen Bewegungen durch einen 12:12-stündigen Lichtwechsel die volle Schlaftätigkeit erzielt wird. Das ist in der Tat nach den vorliegenden Erfahrungen anzunehmen und dafür spricht ferner die Tatsache, daß die Blätter von Phaseolus auch dann schöne Schlafbewegungen ausführten, als sie in einem 12:12-stündigen Rhythmus abwechselnd einer Beleuchtung von 200 und 100 Kerzenstärke ausgesetzt waren (p. 77). Warum dieser Versuch nicht ganz eindeutig ist, wurde früher angedeutet.

Die ansehnliche photonastische Reaktionsfähigkeit bringt es auch mit sich, daß die Phasen der Schlafbewegungen schnell um 12 Stunden verschoben werden, wenn die Beleuchtungszeit vom

Tag auf die Nacht verlegt wird.[1]) Der Umstand, daß dieser Erfolg anscheinend ebenso leicht bei den Blättern von Phaseolus (auch bei verdunkeltem Gelenk) und den Blüten von Calendula erreicht wird, wie bei den Blättern von Flemingia und Albizzia ist ein weiterer Beweis dafür, daß die tagesautonomischen Befähigungen in dem angedeuteten Sinn (p. 125) sogar von verhältnismäßig schwachen aitionastischen Reaktionen leicht überwunden werden.

Wenn diese Verhältnisse nicht nur für unsere Versuchspflanzen, sondern auch für andere Objekte gelten dürften, so ist damit nicht ausgeschlossen, daß es auch Pflanzen gibt, die ein so geringes aitionastisches Reaktionsvermögen besitzen, daß unter normalen Verhältnissen die vollen Schlafbewegungen nur mit Hülfe der tagesautonomischen Bewegungstätigkeit zu Stande kommen. Das wird aber, wie sich, ohne daß Versuche vorliegen, voraussagen läßt, auch der Fall sein, wenn genügend schwache tagesperiodische photonastische Reizungen angewandt werden. Denn durch solche würde, ebenso wie bei den Blättern von Albizzia oder Flemingia, z. B. auch nur eine geringe Bewegung bei dem Blatte von Phaseolus ausgelöst werden, das, sofern das Blattgelenk verdunkelt ist, schon in kontinuierlicher Beleuchtung, also ohne Zutun einer photonastischen Reizung, sehr ansehnliche Schlafbewegungen ausführt.[2])

Falls aber der Gang der tagesautonomischen Bewegungen eine Verschiebung um 12 Stunden schon durch einen schwachen tagesperiodischen Beleuchtungswechsel erfahren sollte, der eine deut-

1) Diese Verschiebung wurde von mir (l. c. 1875; 1907, p. 403 usw, sowie die in dieser Arbeit mitgeteilten Versuche) bei allen darauf untersuchten Objekten und ferner von R. Stoppel (l. c. p. 418, 387) für die Blüten von Calendula arvensis beobachtet. Ich habe auch schon an anderer Stelle (l. c. 1875, p. 31, 164) darauf hingewiesen, daß die negativen Resultate, welche von anderen Forschern in einigen Fällen erhalten wurden, durch eine unzureichende Versuchsanstellung bedingt gewesen sein müssen.

2) Mit derartigen Verhältnissen hängt es vielleicht zusammen, daß die Blätter von Phaseolus noch bei schwachem Tageslicht ansehnliche Schlafbewegungen ausführen. Wenn sich unter diesen Bedingungen die Biegungsfestigkeit der Gelenke anscheinend nicht ändert, während sie unter anderen Umständen am Tage abnimmt, so könnte dieses dadurch bedingt sein, daß den photonastischen Erfolgen eine etwas andere Bewegungsmechanik zu Grunde liegt, als den tagesautonomischen Bewegungen (eventuell auch den Nachschwingungen). Vgl. Pfeffer, l. c. 1911, p. 256, 265 u. l. c. 1907, p. 409.

liche photonastische Reaktion nicht auslöst, so würden uns damit erblich gegebene Schlafbewegungen entgegentreten, die durch den Beleuchtungswechsel nur zeitlich reguliert werden (vgl. p. 3). Tatsächlich handelt es sich aber in diesem Fall ebensogut um eine Resultante aus der tagesautonomischen Tätigkeit und dem stark reduzierten photonastischen Wirken wie dann, wenn die tagesautonomische Tätigkeit auf ein Minimum herabgesetzt ist und die Schlafbewegungen so gut wie allein durch die photonastische Wirkung erzeugt werden. Liegen auch in dieser Hinsicht keine bestimmten Untersuchungen vor, so ist doch zu vermuten, daß die fragliche Verlegung der Schlafbewegungen schon durch geringe aitionastische Reizungen bewirkt wird, wenn bei solchen auch unter diesen Umständen die Verschiebung nur allmählich, also nicht so schnell erfolgen dürfte, wie es z. B. bei den Blättern von Phaseolus schon bei der Verwendung einer Beleuchtung mit 4 zehnkerzigen Lampen der Fall ist (p. 57). Da sich aber bei dem Wechsel von Tag und Nacht ansehnliche Lichtschwankungen vollziehen und da die mit tagesautonomischer Befähigung ausgestatteten Objekte im allgemeinen stark photonastisch reagieren, so werden die Schlafbewegungen unter den normalen Vegetationsbedingungen in der Regel unter hervorragender und vielleicht unter dominierender Betätigung der photonastischen Erfolge zu Stande kommen.

Aber auch dann, wenn, wie z. B. bei den Blättchen von Albizzia und Flemingia, eine tagesautonomische Bewegungstätigkeit nicht in Betracht kommt, spielt sich doch bei dem Zustandekommen der Schlafbewegungen ein Zusammengreifen ab, nämlich ein solches zwischen den tagesperiodischen photonastischen Reaktionen und den Nachschwingungen. Denn wenn diese auch, wie das Ausklingen bei Dauerbeleuchtung zeigt, nur transitorische Aktionen sind, welche durch die Betätigung der Schlafbewegungen veranlaßt werden, so ist mit ihnen doch als mit realen Bewegungsbestrebungen zu rechnen, die, analog wie die tagesautonomischen Bestrebungen, durch die aitionastische Reaktionsbestrebung leicht überwunden werden. Es ergibt sich das daraus, daß auch in diesem Fall eine Verschiebung der tagesperiodischen Beleuchtungszeit leicht eine isochrone Verschiebung der Bewegungsphasen der Schlafbewegungen, also auch der mit diesen verknüpften Nachschwingungen verursacht (p. 126, 140), und daß die Schlafbewegungen der Blättchen von Albizzia durch einen 6:6-stündigen Beleuchtungs-

wechsel schnell in einen isochronen Bewegungsrhythmus übergeführt werden, dessen aufeinanderfolgenden Ausschläge ungefähr gleich groß ausfallen, obgleich die Nachschwingungen und die aitionastischen Reaktionen (analog wie bei Calendula p. 124) abwechselnd antagonistisch und harmonisch zusammenwirken. Jedoch machen sich in einem 6:6-stündigen Lichtwechsel bei ganz schwachen photonastischen Reizungen die Nachwirkungsbestrebungen dadurch bemerklich, daß zunächst die Bewegungsausschläge abwechselnd größer und kleiner ausfallen, ein Unterschied, der, infolge des Ausklingens der Nachschwingungen, allmählich schwindet (p. 37).

Es ist indes nicht geboten, näher auf die Nachschwingungen einzugehen, für die ohnehin auch derzeit in der Hauptsache die in einer früheren Arbeit angestellten Erörterungen gelten.[1]) Denn wenn auch damals allgemein das Fehlen einer tagesautonomischen Bewegungsfähigkeit angenommen wurde (vgl. p. 3, 109), so wird doch auch bei der Existenz einer solchen (so bei Phaseolus) in Dauerbeleuchtung ein ähnliches Ausklingen der Schlafbewegungen beobachtet, wie bei den Blättern von Flemingia, denen die tagesautonomische Bewegungsfähigkeit abgeht. Es sei deshalb auch nur kurz daran erinnert, daß den Blüten von Tulipa und Crocus nur eine unsichere, dagegen den Blättchen von Albizzia und Flemingia eine ansehnliche Nachschwingungstätigkeit zukommt (p. 19, 29, l. c. 1907, p. 313, 434). Besonders bei den Blättern von Flemingia ist diese so ausgebildet, daß bei der Herstellung von Dauerbeleuchtung die erste Phase der Nachschwingungen nahezu oder ganz die volle Amplitude der Schlafbewegungen erreichen kann. Da aber diese von den Blättchen von Albizzia und Flemingia andererseits sogleich erzielt wird, wenn, nach längerem Aufenthalt in Dauerlicht, durch einen Beleuchtungswechsel eine kräftige photonastische Reaktion hervorgerufen wird, so ergibt sich, daß unter diesen Umständen die maximale Schlafbewegungstätigkeit auch ohne Mithülfe der Nachschwingungen erreicht werden kann. Jedoch wurde in Versuchen mit den Blättern von Albizzia durch das Zu-

---

1) Pfeffer, l. c. 1907, p. 433—454. Vgl. ferner diese Arbeit § 10, wo auch darauf hingewiesen ist, warum eine scharfe Abgrenzung zwischen den Nachschwingungen der Schlafbewegungen und den tagesautonomischen Bewegungen nicht immer möglich ist. Wo diese vorhanden sind, muß es unentschieden bleiben, ob die Nachschwingungen besondere Reaktionen sind oder ob bei denselben dieselbe motorische Befähigung ausgenutzt wird, wie bei den tagesautonomischen Bewegungen.

sammenwirken der Nachschwingungen mit schwachen tagesperiodischen photonastischen Reizungen eine gewisse allmähliche Steigerung der Bewegungsgröße erzielt, die aber nicht bis zu der vollen Schlafamplitude führte.[1])

Aus dem Mitgeteilten ist also zu ersehen, daß schöne Schlafbewegungen sowohl mit als auch ohne tagesautonomische Bewegungsbefähigung zu Stande kommen können. Letzteres ist, abgesehen von den Blüten von Tulipa, bei den Blättern von Albizzia lophantha und Flemingia congesta der Fall, die ebenso vollkommene Schlafbewegungen ausführen wie die Blätter von Phaseolus vulgaris, die mit tagesautonomischer Befähigung ausgestattet sind, bei denen aber die Schlafbewegungen in habitueller Hinsicht ähnlich verlaufen wie bei den Blättern von Flemingia. Somit scheint das Vorhandensein der tagesautonomischen Befähigung bei diesen, und wohl bei vielen Objekten, keinen auffälligen Vorteil zu gewähren, sofern ansehnliche photonastische Reizungen wirksam sind, wie es unter den natürlichen Vegetationsbedingungen bei dem Wechsel von Tag und Nacht der Fall zu sein pflegt. Unter diesen Umständen dürften sowohl bei den Blüten von Calendula, als auch bei den Blättern von Phaseolus die vollen Schlafbewegungen auch schon ohne das Mitwirken einer tagesautonomischen Tätigkeit erreicht werden können[2]) und es ist sogar möglich, daß diese tatsächlich, infolge der photonastischen Inanspruchnahme, teilweise oder ganz ausgeschaltet wird. Allgemein kommen also bei den von uns behandelten Objekten für die Ausbildung der normalen Schlafbewegungen die photonastischen (oder thermonastischen) Reizwirkungen in Betracht, durch die auch dann wenigstens noch die zeitliche Lage von Tag- und Nachtstellung bestimmt wird, wenn z. B. infolge des Herabsetzens der täglichen Lichtschwankungen die photonastischen Erfolge so gering werden, daß ansehnliche Schlafbewegungen nur bei einer ausreichenden Betätigung einer tagesautonomischen Aktion möglich sind (p. 128). In allen Fällen ist aber das Zusammengreifen dieser mit den aitionastischen Wirkungen in prinzipieller Hinsicht in analoger

1) Diese Arbeit p. 33; l. c. 1907, p. 325. Ein analoges Resultat wurde mit Siegesbeckia orientalis erhalten, jedoch ist noch nicht festgestellt, ob dem Blatte dieser Pflanze eine tagesautonomische Bewegungsfähigkeit zukommt oder abgeht.

2) In ähnlichem Sinne äußert sich auch R. Stoppel. Zeitschr. f. Botanik 1910, II, p. 442.

Weise zu beurteilen wie das Zusammengreifen der letzteren mit den Nachschwingungen, die naturgemäß höchstens die Amplitude der vorausgegangenen Schlafbewegungen erreichen können.

Übrigens ist das Zustandekommen schöner Schlafbewegungen mit schneller und langsamer Reaktionsfähigkeit vereinbar. So ist diese bei den tagesautonomisch befähigten Blüten von Calendula derart, daß durch einen 6 : 6-stündigen Beleuchtungsrhythmus ein isochroner Bewegungsgang erzielbar ist und es ist wohl möglich, daß es auch tagesautonomisch befähigte Objekte gibt, die eine so schnelle Reaktionsfähigkeit besitzen wie die Blättchen von Albizzia. Andererseits sind die langsam photonastisch reagierenden Blätter von Flemingia, bzw. Phaseolus Beispiele für schön schlafende Objekte, denen die tagesautonomische Befähigung abgeht bzw. zukommt. Bei solchen Eigenschaften wird dann der normale Gang der Schlafbewegungen durch kürzere Lichtschwankungen in einem geringeren Grad gestört werden, als bei schneller Reaktionsfähigkeit. Vermutlich werden aber solche Störungen wohl im höheren Grade durch ein langsames (oder ein auf ein 12 : 12-stündiges Tempo hinarbeitendes) Reaktionsvermögen zurückgedrängt, als durch tagesautonomische Bewegungsbestrebungen, die ja durch die photonastischen Reizwirkungen leicht überwunden werden (125). Im allgemeinen kann in gewissen Fällen der Besitz eines schnellen Reaktionsvermögens in ökologischer Hinsicht geradezu vorteilhaft sein. So wird durch ein solches dafür gesorgt, daß sich die Blüten von Crocus und Tulipa bei kühlem und trübem Wetter, wo ohnehin der Insektenbesuch zurücktritt, schließen, bei Ansteigen der Temperatur, also auch bei Besonnung aber öffnen.

Zur Ableitung dieser allgemeinen Beziehungen bedarf es nicht einer näheren Kenntnis des Reaktionsvermögens, dessen nähere Ermittlung und Aufklärung aus den bereits (p. 115, 124) angedeuteten Gründen schon bei dem Fehlen tagesautonomischer Befähigung und in noch höherem Grade bei dem Vorhandensein dieser Befähigung mannigfache und teilweise noch nicht überwundene Schwierigkeiten bietet.[1]) Das ist auch schon der Fall, wenn wir nicht

1) Daß die nähere Feststellung des Reaktionsvermögens Schwierigkeiten bieten kann, habe ich schon früher (l. c. 1907, p. 411) hervorgehoben, als ich noch nicht mit der Verwicklung der Verhältnisse durch das Vorhandensein einer tagesautonomischen Befähigung rechnete. Wenn es nun auch verständlich ist, daß dann, wenn sich die Reaktion genügend langsam abspielt, die Schlafstellung am Abend

bis zu den den Reaktionen und Aktionen zu Grunde liegenden Prozessen vorzudringen suchen, in die uns derzeit eine zureichende Einsicht fehlt.

Wie dem aber auch sei, so ist doch in unserem, wie in jedem Falle das reale Geschehen von dem jeweiligen Zustand (der Stimmung) des Organismus abhängig und wird deshalb auch durch die Veränderung der Außenbedingungen, durch die reaktionelle Inanspruchnahme usw. gewisse oder auch ansehnliche Veränderungen erfahren können. Das tritt uns in auffälliger Weise darin entgegen, daß die in Dauerlicht gehaltenen Blätter von Phaseolus bei verdunkeltem, aber nicht bei beleuchtetem Gelenk tagesautonomische Bewegungen ausführen, und daß solche von den Blüten von Calendula arvensis wohl im Dunkeln, aber nicht bei kontinuierlicher Beleuchtung vollbracht werden. In einem wie im anderen Fall entspricht aber der Erfolg einem Geschehen, das sich unter dem gebotenen Komplex von Bedingungen gesetzmäßig einstellt. Zur einfachen Kennzeichnung dieses Tatbestandes, also ohne eine bestimmte Voraussetzung über die maßgebenden Ursachen, darf sehr wohl von Einschaltung oder Ausschaltung oder auch von Unterdrückung potentieller Befähigungen und Bewegungen geredet werden, wenn damit nicht die ungerechtfertigte Forderung verknüpft wird, daß die potentiell vorhandenen und unter gewissen Bedingungen realisierten Bewegungsbestrebungen immer fortbestehen, das Zustandekommen derselben aber durch eine mechanische Hemmung verhindert wird.[1])

Die nächste Ursache der Ausschaltung muß aber in irgend welcher Veränderung der sensorischen (inkl. ductorischen) Vorgänge liegen, kann also nicht durch Herabsetzung der motorischen Befähigung bedingt sein, wenn diese in zureichendem Maße erhalten bleibt.[2]) Das ist aber z. B. bei dem Blatte von Phaseolus der Fall, das in Dauerbeleuchtung bei nicht umhülltem Gelenk kurzperiodi-

durch die Erhellung an Morgen bedingt sein kann, so ist es doch auch möglich, daß ein solches Resultat durch anderweitige Komplikationen bedingt wird (vgl. auch diese Arbeit p. 80). Übrigens können die Schlafbewegungen der Blätter von Phaseolus nicht dadurch erzielt werden, daß beim Erhellen jedesmal die tagesautonomische Bewegungstätigkeit ausgeschaltet wird. Denn daß solches nicht geschieht, zeigt ja die Tatsache, daß nach Einführung von Dauerbeleuchtung die Schlafbewegungen zunächst fortgesetzt werden. Über Phaseolus vgl. p. 80.

1) Vgl. Pfeffer, l. c. 1911, p. 284.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiol. II. Aufl. Bd. 2, p. 360.

sche autonome Bewegungen vollbringt, bei denen unter Umständen in der Zeiteinheit eine größere Wegstrecke durchlaufen, also wohl auch eine größere Arbeitsleistung vollbracht wird, als bei den tagesautonomischen Bewegungen, die sich abspielten bevor die das Gelenk verdunkelnde Hülle entfernt worden war (p. 71, 110 und Fig. 22, p. 69. Vgl. auch l. c. 1907, Fig. 22, p. 346). Ferner werden nach dem Ausklingen der Schlafbewegungen im Dauerlicht ansehnliche kurzperiodische Bewegungen in dem Blattstielgelenk von Mimosa Speggazzinii ausgeführt, bei dem zugleich durch die hohe Stoßreizbarkeit der Fortbestand der vollen Aktionsfähigkeit dargetan wird.[1]) Dagegen wird das Ausklingen der Schlafbewegungen im Dunkeln, wie das allmähliche Eintreten der Dunkelstarre anzeigt, offenbar schon durch das Herabsetzen der Aktionsfähigkeit herbeigeführt, deren Herabgehen bei Mimosa zugleich die Abnahme und das Schwinden der Stoßreizbarkeit zur Folge hat (p. 107). Da sich aber die Blüten von Calendula nach STOPPEL[2]) in Dauerbeleuchtung langsamer und unvollständiger entfalten, so ist es möglich, aber noch nicht erwiesen, daß in diesem Fall durch die Herabsetzung der Wachstumstätigkeit das Aufhören der tagesautonomischen Bewegungen veranlaßt wird, die in schöner Weise von den im Dunkeln befindlichen Blüten ausgeführt werden.

Nach der Erfahrung, daß bei Phaseolus und Calendula die tagesautonomische Befähigung unter Umständen nicht oder beschränkt zur Betätigung kommt, erscheint es sehr wohl möglich, daß eine solche gänzliche oder teilweise Ausschaltung oder Modifikation auch noch durch gewisse andere Bedingungen, also z. B. auch durch die aitionastischen Reizwirkungen erzielt wird. Ob und inwieweit das zutrifft, läßt sich zumeist nicht sicher sagen, wie sich aus den vorausgegangenen Erörterungen ergibt, aus denen auch hervorgeht, daß solche Erfolge, je nach den obwaltenden Umständen, auch schon bei verschiedener Intensität der Reizung ungleichartig ausfallen können. Bei dem Streben nach weiterer Aufklärung der zu Grunde liegenden Prozesse ist auch hierbei, wie bei anderen physiologischen Vorgängen zu beachten, daß sich der Erfolg im allgemeinen als Resultante aus verwickelten (autogenen und aitiogenen) Prozessen ergeben wird. Da aber bei dem derzeitigen Stand unserer Kenntnis eine tiefere Aufklärung nicht möglich

1) PFEFFER, l. c. 1907, Fig. 31 (p. 380).
2) STOPPEL, l. c. p. 387, 418.

ist, so mag auf die allgemeinen, diese Fragen betreffenden Erörterungen verwiesen sein.[1])

Wir wollen hier auch nicht besprechen, inwieweit etwa bei anderen tagesperiodischen Vorgängen eine tagesautonomische Befähigung vorhanden oder nicht vorhanden ist. Da ersteres u. a. bei den Blüten von Calendula arvensis, letzteres bei den Blüten von Tulipa der Fall ist, so mögen analoge Verschiedenheiten auch bei anderen Wachstumsvorgängen vorkommen. Dem widersprechen z. B. auch nicht die bisherigen Erfahrungen über die tägliche Periodizität des Längenwachstums, aus denen aber nicht sicher zu entnehmen ist, ob wirklich analoge Verhältnisse und Verschiedenheiten bestehen, wie bei den durch Wachstum vermittelten Schlafbewegungen.[2])

§ 10. Anderweitige autonome Bewegungen.

Bis dahin haben wir bei den allgemeinen Betrachtungen fast nur diejenigen autonomen Bewegungen berücksichtigt, welche für das Zustandekommen der Schlafbewegungen in Betracht kommen. Nunmehr dürfte es aber geboten sein auf die anderweitigen, zumeist kurzperiodischen autonomen Bewegungen insoweit einen Blick zu werfen, als es nötig ist, um deren Verhältnis zu den Schlafbewegungen und den tagesautonomischen Bewegungen zu kennzeichnen. Wir werden uns aber kurz fassen, da ich auch diesmal diese kurzperiodischen Bewegungen nicht näher verfolgte und da ferner meine früheren Erörterungen[3]) auch derzeit in der Hauptsache zu Recht bestehen. Denn am Wesen der Sache wird nichts dadurch geändert, daß mir damals die tagesautonomen Bewegungen nicht bekannt waren.[4])

---

1) PFEFFER, Pflanzenphysiol. II. Aufl., Bd. 2, p. 362; l. c. 1911, p. 284.

2) Siehe PFEFFER, Pflanzenphysiol. II. Aufl., Bd. 2, p. 252; l. c. 1907, p. 448; STOPPEL, Zeitschr. f. Bot. 1910, Bd. 2, p. 450; JOST, Vorlesung. ü. Pflanzenphysiol. 1913, III. Aufl., p. 408 und die an diesen Stellen zitierte Literatur. — Nach einer Untersuchung KARSTENS (Zeitschr. f. Bot. 1915, Bd. 7, p. 1), in der aus der Häufigkeit der Zellkernteilung auf den Verlauf des embryonalen Wachstums geschlossen wird, würde (p. 24) bei den benutzten Pflanzen dem Keimstengel eine tagesautonomische Tätigkeit zukommen, der Keimwurzel derselben Pflanzenart eine solche aber abgehen, was ja möglich erscheint, aber für die reale Zuwachstätigkeit durch die vorliegenden Versuche kaum sicher gestellt sein dürfte.

3) PFEFFER, Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane 1907, p. 455.

4) Übrigens wurde (l. c. 1907, p. 447) darauf hingewiesen, daß vielleicht auch tagesautonomische Bewegungen vorkommen.

Zunächst sei daran erinnert, daß in Dauerbeleuchtung, nachdem die Schlafbewegungen ausgeklungen sind, vielfach in einem spezifisch und individuell verschiedenem Grad autonome Bewegungen ausgeführt werden, die einen Hin- und Hergang in 3—8 Stunden oder auch in einem kürzeren oder längeren Tempo vollbringen.[1]) Dabei können diese Bewegungen, wie bei dem Blatte von Phaseolus vulgaris (p. 75) und Flemingia congesta (p. 92), sowie bei dem Blattstiel von Mimosa Speggazzinii (p. 107) eine ziemlich ansehnliche Amplitude erreichen, während sie bei den Blättchen von Albizzia lophanta (p. 32) und Mimosa Speggazzinii und besonders bei dem Perigon von Tulipa Gesneriana (p. 22) so gering zu sein pflegen, daß sie in den registrierten Kurven nur schwach oder gar nicht hervortreten.[2])

Die Befähigung zu ausgiebigen Schlafbewegungen ist also nicht an den Besitz einer erheblichen kurzperiodischen autonomen Bewegungsfähigkeit gekettet, die anderseits z. B. sehr ansehnlich bei den Blättchen von Desmodium gyrans ist, die keine Schlafbewegungen ausführen.[3]) Ferner kommt unter den mit tagesautonomischer Bewegungsfähigkeit ausgestatteten Organen den Blättern von Phaseolus eine erhebliche, den Blüten von Calendula eine ziemlich geringe kurzperiodische autonome Bewegungstätigkeit zu.

Wie alle Tätigkeiten, so sind auch die autonomen Bewegungsvorgänge von den Außenverhältnissen abhängig und erfahren demgemäß eine gewisse oder auch eine auffällige Änderung, wenn andere konstante Außenbedingungen hergestellt werden.[4]) Eine weit-

---

1) Vgl. Pfeffer, l. c. 1907, p. 456.

2) Vgl. Pfeffer, l. c. 1907, p. 455 und die dort zitierte Literatur. Nach den Beobachtungen von Stoppel (Zeitschr. f. Botan. 1910, Bd. 2, p. 387) fallen in Dauerlicht auch bei den Blüten von Calendula arvensis die autonomen Bewegungen ziemlich gering aus. Über die Blätter von verschiedenen Arten von Oxalis siehe Ulrich, Contribut. of the Botanic. Laboratory of Pennsylvania 1911, Bd. 3, p. 311. Einige Beobachtungen finden sich auch bei Bose, Plant response 1906 und Researches of irritability of plants 1913.

3) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiol. II. Aufl. Bd. 2, p. 492; Bose, l. c. 1906, p. 470; l. c. 1913, p. 294.

4) Pfeffer, Pflanzenphysiol., II. Aufl. Bd. 2. p. 492; Bose, l. c. 1906, p. 470 1913, P. 294. — Es sei nochmals nachdrücklich betont, daß mit „autonom" oder „autogen" nur ausgesagt sein soll, daß sich das uns entgegentretende Geschehen, gleichviel welcher Art es ist, bei voller Konstanz aller Außenbedingungen abspielt. Sofern unter diesen Umständen eine Modifikation der Tätigkeit eintritt, so wird also dadurch angezeigt, daß durch die fortschreitende Eigentätigkeit, also selbstregulato-

gehende Veränderung tritt uns eben darin entgegen, daß die Blätter von Phaseolus bei Dauerbeleuchtung kurzperiodische autonome Bewegungen ausführen, die tagesperiodischen Platz machen, wenn (bei Fortdauer der Dauerbeleuchtung) das Blattgelenk verdunkelt wird (p. 70). Durch die Verdunklung des Gelenks wird aber bei dem Blatte von Flemingia (p. 91), anscheinend auch bei dem Blattstiel von Mimosa Speggazzinii (p. 107), die kurzperiodische autonome Bewegungstätigkeit nicht auffällig modifiziert. Da nun die Schlafbewegungen in kontinuierlicher Beleuchtung in der Regel auszuklingen scheinen (p. 114), werden sich die Gelenke, je nachdem ihnen tagesautonomische Befähigung zukommt oder abgeht, wohl zumeist wie die der Blätter von Phaseolus oder von Flemingia verhalten. Mit dieser Vermutung steht im Einklang, daß die tagesautonomischen Bestrebungen auch bei dem Verdunkeln der ganzen Pflanze zur Betätigung kommen, wenn bei Lichtabschluß volle Aktionsfähigkeit besteht, wie das bei den sich auch im Dunkeln entwickelnden Blüten von Calendula (p. 46), sowie bei den unter gewissen Bedingungen im Dunkeln ausgebildeten Blättern von Phaseolus multiflorus der Fall ist (p. 49, 73).

In diesen, wie in allen Fällen, entspricht aber der uns entgegentretende Erfolg dem unter den gegebenen inneren und äußeren Bedingungen sich gesetzmäßig abspielenden Geschehen (p. 133). Wie auf dieses, wurde früher auch schon darauf hingewiesen, daß bei dem Zusammengreifen von zwei oder einigen Bestrebungen die Resultante unter mannigfachen wechselseitigen Beeinflussungen, also auch unter Ausschaltung einzelner Vorgänge, zustande kommen und daß die Ursache der Veränderung nicht auf Herabsetzung

risch, die inneren Konstellationen (Bedingungen) irgend eine Verschiebung erfuhren, durch die naturgemäß wiederum die Wechselwirkung mit den Außenfaktoren und die Nutzbarmachung dieser in etwas oder ansehnlich modifiziert werden können. Andererseits wird aber auch bei Konstanz der Innenbedingungen durch die Veränderung eines oder einiger Außenfaktoren eine Modifikation der Wechselwirkungen und damit der Tätigkeiten erzielt werden, die eben nur konstant bleiben, wenn die inneren und äußeren Faktoren keine Veränderung erfahren. Natürlich kann eine rhythmische Wiederholung einer Tätigkeit sowohl durch einen periodischen Wechsel der Außenbedingungen, oder auch, bei Konstanz dieser, dadurch erzielt werden, daß durch die fortschreitende Innentätigkeit, also selbstregulatorisch, eine rhythmische Veränderung der Innenbedingungen verursacht wird, die einen periodischen Gang der Bewegungen oder anderer Tätigkeiten zur Folge hat. Es sind das Beziehungen, die in analoger Weise auch bei Mechanismen zu periodischen Vorgängen führen. Näheres bei Pfeffer, Pflanzenphysiol. II. Aufl., p. 388, 161, 82, 247 usw.; l. c. 1907, p. 450, Anm., p. 459.

der motorischen Befähigungen beruhen kann, wenn diese in zureichendem Grad vorhanden ist.

Die gleichen Gesichtspunkte sind also auch bei dem Zusammengreifen der kurzperiodischen autonomen mit tagesautonomischen oder mit photonastischen Bestrebungen zu beachten. Daß im letztgenannten Fall die photonastischen Reaktionen dominieren, ergibt sich wiederum daraus, daß auch dann, wenn sich bei Dauerbeleuchtung ansehnliche kurzperiodische autonome Bewegungen abspielen, durch die Einführung eines tagesperiodischen Lichtwechsels sogleich die Schlafbewegungen hervorgerufen werden (vgl. p. 128). Unter diesen Umständen ist bei dem Blattstiel von Mimosa Speggazzinii schön zu sehen, daß die kurzperiodischen autonomen Bewegungen allmählich abnehmen und umgekehrt bei der Einführung von Dauerbeleuchtung allmählich zu voller Größe gelangen.[1]) Denn bei diesem Objekt werden während der normalen Schlafbewegungen Kurven geschrieben, die zumeist nur geringfügige kurzperiodische Oszillationen zeigen, während diese bei den Blättern von Phaseolus[2]) und Flemingia[3]) gewöhnlich erheblicher und teilweise sogar ziemlich ansehnlich ausfallen.

Dabei ist freilich offen gelassen, ob diese Oszillationen den kurzperiodischen Bewegungen bei Dauerlicht entsprechen, oder ob sie, unter Ausschaltung dieser letzteren, bei den sich tagesperiodisch wiederholenden Reizungen als Übergangsoszillationen (p. 116) zustande kommen. Wie dem auch sei, so deutet doch der Umstand, daß diese Oszillationen fast oder ganz fehlen, während die schlaftätigen Blätter von Phaseolus oder Flemingia die Phasen der schnellen Hebungs- oder Senkungsbewegungen durchlaufen, darauf hin, daß in Verbindung damit eine weitgehende oder völlige Ausschaltung dieser kurzperiodischen Bewegungstätigkeit eintritt.[4]) Wir wollen indes nicht auf diese Fragen eingehen, die auch nicht damit entschieden werden, daß diese kurzperiodischen Bewegungen anscheinend geringer bei denjenigen Blättern von Phaseolus ausfallen, die im Dunkeln oder bei umhülltem Gelenk in Dauerbeleuchtung tagesautonomische Bewegungen ausführen (p. 75).

Bei dem Hauptblattstiel von Mimosa Speggazzinii läßt sich

1) Vgl. PFEFFER, l. c. 1907, p. 380.
2) Vgl. PFEFFER, l. c. 1907, Fig. 21 (p. 344) und Fig. 22 (p. 346).
3) PFEFFER, l. c. 1911, Fig. 23, 24 (p. 232); diese Arbeit Fig. 30 (p. 96).
4) PFEFFER, l. c. 1907, p. 350, 460.

aber gut verfolgen, daß die Schlafbewegungen nicht durch eine Verlängerung des Rhythmus der kurzperiodischen Bewegungen erzielt werden, da sich diese bei Einführung von Dauerbeleuchtung, neben den ausklingenden Schlafbewegungen allmählich einschleichen und bei Wiederherstellung des tagesperiodischen Beleuchtungswechsels allmählich schwinden, während sich die Schlafbewegungen einstellen.[1]) Analoge Verhältnisse dürften also auch bei den Blättern von Phaseolus und Flemingia obwalten, bei denen das transitorische Nebeneinanderbestehen der kurzperiodischen und der tagesperiodischen Bewegungsbestrebungen nicht deutlich hervortritt, wenn die Pflanze aus dem tagesrhythmischen Beleuchtungswechsel in Dauerbeleuchtung (oder umgekehrt) gebracht wird. Übrigens kann das Zustandekommen der Schlafbewegungen durch Verschiebung des kurzperiodischen Rhythmus nicht wohl bei den Blättern von Albizzia und den Blüten von Tulipa angenommen werden, da diese immer nur geringfügige kurzperiodische Bewegungen ausführen.

Eine derartige Verlängerung oder Verkürzung des Bewegungsrhythmus ist allerdings möglich, doch wird das Bestehen einer solchen Verschiebung nicht damit erwiesen, daß sich der sichtbare Erfolg so abspielt, daß eine Verschiebung vorliegen könnte. Denn ein solches Resultat kann sich auch dann ergeben, wenn zwei verschiedenartige Auslösungen schon in den sensorischen oder duktorischen Prozessen so zusammengreifen, daß nur ein einheitlicher motorischer Impuls erfolgt. Aber auch dann, wenn die Reizprozesse (oder die autonomen Auslösungen) zwei verschiedenartige motorische Vorgänge zu veranlassen suchen, kann sich das Zusammenwirken so gestalten, daß die Sonderbestrebungen in dem Bewegungserfolg nicht bemerklich werden.[2]) So ist es zu verstehen, daß bei den Blättern von Phaseolus, dann, wenn durch einen 18 : 18-stündigen Beleuchtungswechsel ein isochroner Bewegungsgang erzielt wird, in der Kurve eine 12 : 12-stündige Bewegungsbestrebung nicht sicher hervortritt, obgleich u. a. das Verhalten bei Wiederherstellung der Dauerbeleuchtung darauf hindeutet, daß eine solche Bestrebung bestehen dürfte (p. 121). Andererseits haben wir früher (p. 37) gehört, daß bei den schlaftätigen Blättern von Albizzia, dann, wenn sie bei schwachem Licht einem 6 : 6-stündigen Beleuch-

1) PFEFFER, l. c. 1907, p. 381.
2) Vgl. p. 133 und die dort zitierte Literatur.

tungswechsel ausgesetzt werden, die tagesperiodischen Nachschwingungen und die photonastischen Bewegungsbestrebungen als besondere Reaktionen bemerklich werden, und daß Analoges auch bei den Blüten von Calendula beobachtet wurde (p. 125).

Diese Betrachtungen gelten nicht nur für die aitiogenen, sondern auch für die autogenen Vorgänge. Denn der Unterschied zwischen beiden besteht ja definitionsgemäß nur darin, daß bei jenen ein von außen kommender, bei diesen ein durch die Eigentätigkeit geschaffener (innerer) Anstoß auslösend wirkt.[1]) Nach den vorliegenden Erfahrungen ist aber wohl anzunehmen, daß den tagesautonomischen und den kurzperiodischen autonomen Bewegungen zwei besondere autogene Anstöße zu Grunde liegen. Wenn das zutrifft, ist damit, ebenso wie bei dem Zusammengreifen von zwei äußeren Reizwirkungen, offen gelassen, ob die sich anschließenden und zu der Bewegungsreaktion führenden Prozesse gleichartig oder verschiedenartig verlaufen. Jedenfalls muß man nach den derzeit vorliegenden Tatsachen annehmen, daß, ebenso wie die photonastischen Schlafbewegungen, auch die tagesautonomischen Bewegungen nicht durch eine entsprechende Verlängerung des Rhythmus der kurzperiodischen autonomen Bewegungen erzielt werden und umgekehrt.

Unter den angedeuteten Gesichtspunkten ist auch das Zusammengreifen der aitiogenen oder der autogenen Bewegungen mit den ungefähr tagesperiodischen Nachschwingungen zu beurteilen, die zu den Übergangsreaktionen (p. 116) gehören, welche als Folge einer einzelnen aitionastischen Reaktion und somit auch als Folge der Schlafbewegungen auftreten.[2]) Über einen solchen Ursprung kann kein Zweifel bestehen, sofern eine tagesautonomische Bewegungsfähigkeit nicht vorhanden ist, während dann, wenn das Fehlen einer solchen nicht anderweitig erwiesen ist, das Ausklingen der Schlafbewegungen durch die allmähliche Ausschaltung der tagesautonomischen Bewegungstätigkeit bedingt sein könnte, die bei der

1) Pfeffer, l. c. 1907, p. 460; Pflanzenphysiol., II. Aufl., Bd. 2, p. 388. Da es sich in allen Fällen um Auslösungen handelt, durch welche die motorische Befähigung zur Erzielung von Bewegungsvorgängen nutzbar gemacht wird, so ist es nicht gerechtfertigt, alle durch einen äußeren Anstoß veranlaßten Reaktionen als modifizierte Zirkumnutationen (autogene Reizbewegungen) anzusehen, wie es Ch. Darwin tat. Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiol. II. Aufl., Bd. 2, p. 369; l. c. 1907, p. 461.

2) Vgl. p. 130 und Pfeffer, l. c. 1907, P. 433—454.

Herstellung von Dauerbeleuchtung oder anderer konstanten Bedingungen schwindet (vgl. § 7 u. p. 133). Bei solchen Verhältnissen und bei dem innigen Zusammenhang und den wechselseitigen Beziehungen des ganzen Getriebes, ist es einleuchtend, daß sich auch auf diesem Gebiete übergangsfreie Abgrenzungen durch eine von Menschengeist geschaffene Definition nicht ziehen lassen. Aber deshalb ist es doch geboten auf tunlichste Aufklärung der obwaltenden Verhältnisse hinzuarbeiten und zu diesem Zwecke auch durch das Verhalten bei verschiedenen konstanten Bedingungen und während des Wechsels dieser, also vermittelst einer Methodik die seit Beginn exakter Forschung in allen Zweigen der Naturwissenschaften ausgedehnt angewandt wurde und wird, dahin zu streben, Eigenschaften des Objektes und damit Unterlagen für die Beurteilung der Beziehungen festzustellen.

Tatsächlich hängt es öfters schon von der Auffassung ab, ob man von Konstanz oder von Wechsel reden will, wie das z. B. auch dann der Fall ist, wenn sich die Beleuchtung fortwährend in derselben (konstanten) rhythmischen Weise ändert. Bei genügender Verkürzung des Rhythmus gelangt man aber praktisch zu kontinuierlicher Beleuchtung in der, auch wenn eine künstliche rhythmische Unterbrechung unterbleibt, durch die Wellenbewegung des Lichts immer noch ein intermittierendes Wirken gegeben ist.

Wenn nun z. B. bei den Blüten von Calendula arvensis ein 2:2-stündiger Beleuchtungswechsel nicht mehr einen isochronen Bewegungsgang auslöst, so ist, worauf schon früher (p. 122) hingewiesen wurde, nicht ausgeschlossen, daß dieser Beleuchtungswechsel andersartige Wirkungen ausübt (einen Stimmungswechsel unterhält), die zur Folge haben, daß die tagesautonomische Befähigung zur Betätigung kommt, wärend dieselbe bei vollständig kontinuierlicher Beleuchtung ausgeschaltet bleibt. Wie aber eine Uhr, die infolge schlechter Ölung zum Stillstand kommt wenn sie in Ruhe gelassen wird, durch rhythmische Erschütterungen vielleicht dauernd in Gang gehalten werden kann, so ist es auch denkbar, daß in einem gegebenen Fall die Betätigung der tagesautonomischen Befähigung durch rhythmische aitionastische Wirkungen (Erschütterungen) dauernd in Gang gehalten wird. Da nun auch in einem solchen Falle, auf Grund des Verhaltens bei voller Konstanz der Beleuchtung, auf Fehlen von tagesautonomischer Befähigung geschlossen werden müßte, so geht auch daraus wieder hervor, daß sich, wie es in der Natur

der Sache liegt, eine scharfe Abgrenzung zwischen autonomen und aitionomen Vorgängen nicht ziehen läßt. Das würde vermutlich auch dann der Fall sein, wenn eine bessere Kenntnis der maßgebenden inneren Vorgänge zur Verfügung stände. Von diesen wissen wir aber in Bezug auf die hier besprochenen Bewegungsvorgänge nichts näheres und so muß es auch unentschieden bleiben, ob die Nachschwingungen in derselben Weise ausgelöst werden, wie die tagesautonomischen Bewegungen.[1]) Jedenfalls werden aber die Nachschwingungen, sowie alle Übergangsreaktionen, durch eine Kette von inneren Prozessen (Reaktionen und Gegenreaktionen) herbeigeführt und es ist wohl möglich, daß sich bei genügender Einsicht in diese Vorgänge engste Beziehungen zwischen den tagesperiodischen Nachschwingungen und den tagesautonomischen Bewegungen herausstellen.

Da wir bei unseren Betrachtungen mit den gegebenen, gleichviel in welcher Weise zustande gekommenen Eigenschaften und Fähigkeiten zu rechnen haben, so ist es z. B. ohne Belang, ob es zur Anregung der Entwicklung oder zur Ausbildung des Organs oder auch zur Erweckung der dann selbstregulatorisch fortschreitenden Bewegungstätigkeit irgendeines Außenanstoßes bedurfte. Falls letzteres der Fall ist, liegt die Sache analog wie etwa bei einer Uhr, die ohne das Anstoßen des Pendels nicht in Gang kommt, der aber einmal hergestellt selbstregulatorisch fortgesetzt wird.[2])

§ 11. Wechselseitige Beeinflussungen und Reizleitungen.

Wenn auch die wechselseitigen Beeinflussungen, auf die wir bei unseren Untersuchungen stießen, nicht ihrer selbst halber verfolgt wurden, so dürfte doch eine kurze Zusammenfassung unserer Erfahrungen geboten sein, aus denen u. a. hervorgeht, daß durch die von der beleuchteten Lamina ausgehenden Einflüsse die photonastische Reizung des verdunkelten Gelenks erzielt und der Eintritt der Starre in diesem mehr oder weniger verhindert werden kann.

---

1) In allen Fällen kommen die Bewegungsbestrebungen auch dann zustande, wenn die Ausführung der angestrebten Bewegungen durch eine Widerlage unmöglich gemacht ist. Pfeffer, l. c. 1911, p. 207, 287.

2) Pfeffer, l. c. 1907, p. 463. — Hält man an den angedeuteten Auffassungen fest, so macht auch die Interpretation der von Stoppel und Kniep (Zeitschr. f. Botanik 1911, Bd. 3, p. 398) aufgeworfenen Fragen keine Schwierigkeiten.

So pflegen die Blätter von Phaseolus vulgaris bei denen das Gelenk durch eine Wattehülle verdunkelt, die Lamina aber frei ist, die Schlafbewegungen fast ebensolange fortzusetzen, wie die Blätter deren Bewegungsgelenk dem Licht voll zugänglich ist (p. 49). Wenn nun die Aktionsfähigkeit in dem verdunkelten Blattgelenk von Flemingia (p. 89) ebenfalls lange Zeit, bei dem verdunkelten Blattstielgelenk von Mimosa Speggazzinii (p. 107) aber nur etwa 10—25 Tage anzuhalten pflegt, so wird damit, sowie durch anderweitige Erfahrungen gekennzeichnet, daß auch in Bezug auf die Ausbildung der Dunkelstarre spezifische und individuelle Unterschiede bestehen (p. 62).

Die besagte Beeinflussung muß aber nicht auf das zu der Lamina gehörende Gelenk beschränkt bleiben, sondern kann sich auch auf ein anderes Blatt erstrecken, wie Versuche mit Phaseolus vulgaris ergaben, bei denen das eine Primärblatt ganz freigelassen war, das opponierte dagegen in der früher (p. 8) angegebenen Weise gänzlich verdunkelt gehalten wurde.[1]) Unter diesen Umständen blieb die Bewegungstätigkeit (im täglichen Beleuchtungswechsel im Nordhaus) auch in dem verdunkelten Blatt lange erhalten, obgleich sie wohl im allgemeinen etwas früher erlosch, als in dem freien Blatte. Daß aber die Erhaltung der Aktionsfähigkeit in dem verdunkelten Blatt durch die Wechselwirkungen mit dem freien Blatt bedingt ist, ergibt sich daraus, daß dann, wenn die beiden Primärblätter und die übrigen Pflanzenteile mit einer lichtabhaltenden Hülle umkleidet waren, in beiden Blättern die Dunkelstarre ungefähr gleich schnell eintrat, wie bei einer Pflanze, die daneben unter einem verdunkelnden Rezipienten aufgestellt war.

Aus diesen Erfahrungen geht zugleich hervor, daß durch die Umhüllung ein genügender Lichtabschluß erzielt, und daß das Blatt durch die Umhüllung nicht anderweitig geschädigt wird. Da ich aber die mit diesem Problem verknüpften Fragen nicht weiter verfolgte, so sei nur darauf hingewiesen, daß bis zum Eintritt der Dunkelstarre, auch bei den total verdunkelten Pflanzen, je nach Außenbedingungen und Eigenheiten, eine verschieden lange Zeit verstreicht. Insbesondere hat auch die Temperatur einen erheblichen Einfluß, wie sich aus einer Versuchsreihe ergibt, bei der

1) In wie weit sich dieser Einfluß auf die durch längere Stengelstücke getrennten Blätter erstreckt, wurde nicht untersucht.

die total verdunkelten Pflanzen von Phaseolus vulgaris bei 22—26 C in 2—5 Tagen, bei 6—10 C aber in 10—18 Tagen in Dunkelstarre übergingen.[1])

Übrigens ist zu beachten, daß die Dunkelstarre, die sich als Folge eines durch die Lichtentziehung herbeigeführten pathologischen Zustands ergibt,[2]) auch bei den Variationsgelenken nicht unter allen Umständen eintreten muß, wie die Erfahrung zeigt, daß die Blätter von Phaseolus (p. 49), Albizzia (p. 28) usw. unter bestimmten Bedingungen im Dunklen in einem aktionsfähigen Zustand erzogen werden können. Ohnehin wird durch eine jede Entwicklung im Dunkeln, auch wenn dabei eine abnorme Gestaltung angenommen wird, angezeigt, daß die Wachstumstätigkeit nicht aufgehoben ist und dementsprechend sind z. B. die mit Wachstumstätigkeit arbeitenden Blüten von Tulipa und Calendula auch dann im vollen Maße zu aitionastischen Reaktionen befähigt, wenn sie bei Lichtabschluß erzogen wurden.

Von besonderem Interesse ist die Tatsache, daß die Blätter von Phaseolus vulgaris (p. 49), Flemingia congesta (p. 92), sowie der Hauptblattstiel von Mimosa Speggazzinii (p. 107) auch dann in der gewöhnlichen Weise auf Beleuchtungswechsel reagieren, wenn das Gelenk durch eine Hülle aus schwarzer Watte verdunkelt ist, die übrigen Teile des Blattes aber nicht umhüllt sind. Demgemäß wird auch unter diesen Umständen durch die Verlegung der Beleuchtungszeit auf die Nachtzeit eine entsprechende Verschiebung der Schlafbewegungen und durch die Einführung einer 18 : 18-stündigen Beleuchtungsperiode (nach Versuchen mit Phaseolus und Flemingia) ein synchroner Bewegungsrhythmus erzielt. Wenn dabei die Verschiebungen ebensoschnell bei dem umhüllten wie bei dem freien Gelenk einzutreten scheinen, so dürfte letzteres doch bei sehr schwacher photonastischer Reizung schon deshalb etwas bevorzugt sein, weil das Gelenk auch direkt reizbar ist. Es ergibt sich das daraus, daß sich die photonastischen Reaktionen ebensoschnell wie bei einem freien Blatt abspielen, wenn nur das Gelenk dem Lichtwechsel ausgesetzt, die ganze Lamina aber durch eine schwarze Papierhülle verdunkelt gehalten wird (p. 57). Während also das Gelenk sowohl direkt, als auch durch die Vermittlung der Lamina

1) Vgl. Hosseus. Über die Beeinflussung der autonomen Variationsbewegungen durch äußere Faktoren 1903, p. 41.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiol., II. Aufl., Bd. 2, p. 532; l. c. 1911, p. 276.

photonastisch gereizt werden kann, läßt sich eine heliotropische Reaktion anscheinend nur durch direkte einseitige Beleuchtung des Gelenks auslösen, so daß bei verdunkeltem Gelenk die einseitige Beleuchtung der Lamina keinen phototropischen Erfolg hervorruft.[1])

Daß aber bei verdunkeltem Gelenk die aitionastische Reaktion ohne Mithilfe von Temperaturschwankungen durch den Beleuchtungswechsel verursacht werden kann, wurde durch Versuche mit den Blättern von Phaseolus (p. 81) und Flemingia (p. 102) sichergestellt, die zugleich ergaben, daß diese Blätter in geringerem Grad auch thermonastisch reagieren, so daß schon allein durch tagesperiodische Temperaturschwankungen Schlafbewegungen hervorgerufen werden können. Das ist insbesondere auch bei Beurteilung der in einem Gewächshaus angestellten Versuche zu beachten, bei denen das eine Primärblatt ganz unbedeckt, das opponierte dagegen (einschließlich des Gelenks) durch eine schwarze Umhüllung dem Lichte entzogen war. Denn wenn auch durch die Bewegungstätigkeit des verdunkelten Blattes in jedem Fall dessen Aktionsfähigkeit bewiesen wird, so folgt daraus nicht ohne weiteres, daß diese Bewegungstätigkeit durch die von dem beleuchteten Blatte ausgehenden Wirkungen dirigiert wird.[2]) Denn der normale Verlauf der Schlafbewegungen könnte, besonders bei Phaseolus, durch den üblichen tagesperiodischen Wechsel der Temperatur verursacht sein, da die bei diesem Blatt vorhandenen tagesautonomischen Bewegungen augenscheinlich schon durch geringe tagesrhythmische aitionastische Reizungen eine entsprechende Verlegung erfahren (p. 83, 129).

Nach einigen Versuchen, die ich bei künstlichem Beleuchtungswechsel in konstanter Temperatur anstellte, will es mir scheinen, daß unter diesen Umständen, wenn überhaupt, nur eine geringe, dirigierende, photonastische Wirkung von dem freien auf das verdunkelte Blatt ausgeübt wird. Doch ist diesen, mehr zur Orientierung angestellten Versuchen kein hoher Wert beizulegen, und ich will nur hinzufügen, daß durch eine geeignete Zusammenstellung dafür gesorgt war, daß die Lichtstrahlen nicht zu dem verdunkelten Blatt

---

1) Vgl. die p. 53 Anm. zitierte Literatur.

2) Während bei einem Teil der verdunkelten Blätter ansehnliche Schlafbewegungen ausgeführt wurden, traten bei anderen unbestimmt gerichtete Bewegungen auf, was wohl durch die sich in erheblichem Grad einstellenden Drehungen und Wendungen verursacht wurde. Vgl. auch p. 8, 53.

gelangten, und daß somit die Erwärmung der schwarzen Hülle durch die Bestrahlung vermieden war. Möglicherweise läßt sich aber die hier angeregte Frage besser entscheiden, indem man das eine Primärblatt in konstanter Beleuchtung hält, während das andere tagesperiodischen photonastischen Reizwirkungen ausgesetzt wird.

Bei Beurteilung der Frage, ob und in wie weit infolge der wechselseitigen Verkettung des Innengetriebes[1]) bei demselben Individuum ein synchroner Gang der gleichnamigen autonomen Bewegungen angestrebt wird, ist zu beachten, daß ein jedes Blatt selbsttätig (aber natürlich in mittelbarer Abhängigkeit vom Ganzen) seine autonomen Bewegungen auszuführen vermag.[2]) Es ergibt sich das daraus, daß die autonomen Bewegungen auch bei Vorhandensein von nur einem Blatt, sowie von einem abgeschnittenen und in Wasser stehenden Blatt vollbracht werden. Dem entsprechend bleibt die Veränderung der autonomen Tätigkeit bei lokaler Herstellung anderer Außenverhältnisse im allgemeinen auf das betroffene Blatt beschränkt, wie das in auffallender Weise auch dann hervortritt, wenn das Gelenk nur eines der beiden Primärblätter von Phaseolus durch Umhüllung mit schwarzer Watte verdunkelt ist. Denn dann werden bei Dauerlicht von dem beleuchteten Gelenk kurzperiodische von dem umhüllten tagesperiodische autonome Bewegungen ausgeführt (p. 70). Daß aber in der Tat die Wechselwirkungen zwischen den beiden Primärblättern nicht derartig sind, daß dadurch der Gang der angestrebten autonomen Bewegungstätigkeiten erheblich modifiziert wird, ergibt sich sehr anschaulich, wenn (bei Dauerbeleuchtung) zunächst die Gelenke beider Blätter verdunkelt gehalten werden und weiterhin die verdunkelnde Hülle nur von einem Gelenk entfernt wird. Denn hierdurch wird keine merkliche Veränderung in der Kurve veranlaßt, die von dem verdunkelt bleibenden Blatt geschrieben wird, obgleich das Blatt mit dem freigelegten Gelenk die kurzperiodische Bewegungstätigkeit aufnahm und fortsetzte (p. 71).

Dessenungeachtet ist es wohl möglich, daß infolge der Wechselwirkungen der Blätter unter sich und mit den übrigen Organen, ein synchroner Gang der Tätigkeit angestrebt wird. Bis zu einem gewissen Grad dürfte das in der Tat der Fall sein, da, wie früher

1) Pfeffer, Pflanzenphysiol. II. Aufl., Bd. 2, p. 195.
2) Pfeffer, ebenda p. 390.

(p. 73) mitgeteilt wurde, die tagesautonomischen Bewegungen der opponierten Primärblätter von Phaseolus öfters einen ähnlichen Bewegungsgang einhalten, wenn sie bei umhüllten Gelenk in Dauerbeleuchtung beobachtet werden. Indes werden dabei auch so ansehnliche Abweichungen von der Synchronie gefunden, daß dieselben wohl nicht durch die von der Wattehülle ausgehenden Hemmungen usw. bedingt sein können. Deshalb ist es aber doch möglich, daß Stoppel bei den Primärblättern der im Dunkeln aktionsfähig erzogenen Pflanzen von Phaseolus multiflorus eine weitgehende Synchronie der tagesautonomischen Bewegungen fand, die aber wohl nicht in allen Fällen so schön vorhanden sein dürfte (p. 74).

Denn das Zustandekommen dieser Synchronie bei Konstanz der Außenbedingungen setzt voraus, daß alle Blätter eines Individuums in Bezug auf die für die autonome Bewegungstätigkeit in Betracht kommenden inneren Eigenschaften völlig übereinstimmen, während es doch auch bei den Variationsbewegungen, mit Rücksicht auf die Altersphasen und andere Verhältnisse wahrscheinlich ist, daß individuelle und gelegentlich auch ansehnliche Unterschiede bestehen können. Sofern aber infolge dieser eine Verschiedenheit in der tagesautonomischen Bewegungstätigkeit angestrebt wird, dürfte dieselbe auch in dem Bewegungserfolg hervortreten, da nach den schon mitgeteilten Erfahrungen die Wechselwirkungen zwischen den beiden Primärblättern von Phaseolus nicht verhindern, daß die von dem einzelnen Blatt (bei Verschiedenheit der Außenbedingungen) angestrebte Bewegungstätigkeit ziemlich ungestört zur Geltung kommt. Übrigens können sich nach Stoppel[1]) die einzelnen Blüten einer im Dunkeln gehaltenen Pflanze von Calendula arvensis in verschiedenen Phasen der tagesautonomischen Bewegungen befinden, die andererseits nicht beeinflußt werden, wenn andere Teile desselben Individuums einem andersartigen tagesautonomischen Beleuchtungswechsel ausgesetzt sind.

In noch höherem Grad beobachtete ich Abweichungen von der Synchronie bei den kurzperiodischen Bewegungen, die bei unverhülltem Gelenk von den zwei Primärblättern einer in kontinuierlicher Beleuchtung gehaltenen Pflanze von Phaseolus vulgaris ausgeführt wurden (p. 75). Da aber auch diese Verhältnisse nach den

1) Stoppel u. Kniep, Zeitschrift f. Bot. 1911, Bd. 3, p. 382; Stoppel ebenda 1910, Bd. 2, p. 369.

oben angedeuteten Gesichtspunkten zu beurteilen sind, so ist es sehr wohl denkbar, daß von Stoppel auch für die kurzperiodischen Bewegungen eine ziemliche Synchronie beobachtet wurde.

Übrigens ist es wahrscheinlich, daß es spezifische Verschiedenheiten gibt, und daß die kurzperiodischen Bewegungen sich vielleicht sogar bei den einzelnen Blättchen eines Fiederblattes von Trifolium, Oxalis usw. in verschiedenen Phasen befinden oder einen andersartigen Rhythmus einhalten. Die bisherigen Beobachtungen[1]), nach denen solches zutrifft, können freilich nicht als entscheidend angesehen werden, da zumeist mit schlaftätigen Pflanzen gearbeitet wurde, die in einem tagesperiodischen Tempo photonastische Reizungen erfuhren und die sich häufig auch in Bezug auf andere Außenfaktoren nicht oder zu kurze Zeit in konstanten Verhältnissen befanden. Das gilt auch für die besonders schnelle Bewegungen ausführenden Seitenblättchen des Blattes von Desmodium gyrans,[2]) das zugleich ein Beispiel dafür ist, daß sich die Teile eines Fiederblattes verschieden verhalten, da das Endblatt viel langsamere und geringere autonome Bewegungen vollbringt und da wohl das Endblatt aber nicht die Seitenblättchen Schlafbewegungen ausführen.

Daß aber die Eigenschaften und somit auch die autonome Bewegungstätigkeit mit den Entwicklungsphasen Veränderungen erfahren, ist allgemein bekannt und kommt z. B. auch darin zum Ausdruck, daß die Staubgefäße derselben Blüte von Ruta, Saxifraga usw. nacheinander gewisse Krümmungsbewegungen ausführen.

Solange uns aber nicht eine bessere Einsicht in die perzeptorischen, sensorischen und motorischen Prozesse zur Verfügung steht, kann nicht wohl an eine nähere Aufklärung der Vorgänge gedacht werden, durch welche die erwähnten Verkettungen und Reizleitungen vermittelt werden. Übrigens ist z. B. die Übermittelung der photonastischen Reizung von der beleuchteten Lamina zu dem verdunkelten Gelenk noch nicht in Bezug auf die nächsten Fak-

---

1) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 155; l. c. 1907, p. 457, Pflanzenphysiol. II. Aufl., Bd. 2, p. 390; Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 91; Hosseus, Über d. Beeinflussung der autonomen Variationsbewegungen durch äußere Faktoren, 1903, p. 17; Bose, Plant response 1906 und Researches on irritability of plants 1913. — Über pulsierende Vacuolen vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiol. II. Aufl. Bd. 2, p. 752.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiol. l. c. Bd. 2, p. 385; Hosseus, l. c., p. 20; Bose, l. c. 1913, p. 294; l. c. 1907, p. 469.

toren und Beziehungen untersucht und es ist auch noch nicht festgestellt, ob zu einer solchen Reizleitung alle schlaftätigen Objekte, also auch diejenigen befähigt sind, deren Krümmungsbewegungen durch Wachstumstätigkeit ausgeführt werden. Jedoch darf man aus dem Umstand, daß die photonastische Reizung auch dann eintritt, wenn die Lamina verdunkelt und nur das Gelenk dem Beleuchtungswechsel zugänglich ist wohl schließen, daß die fragliche Reizleitung nicht allein von der Assimilationstätigkeit der Lamina sowie mit der damit verketteten Stoffwanderung und Inanspruchnahme der Leitbahnen im Gelenk abhängig ist.

Somit dürfte die photonastische Reizleitung auch nicht mit den Vorgängen verknüpft sein, die zur Dunkelstarre führen, welche einen nicht allgemein eintretenden pathologischen Zustand vorstellt, bei dessen Zustandekommen wohl die mangelnde Zufuhr von Assimilaten, sowie die durch die Veränderung des Stoffwechsels herbeigeführte Anhäufung von hemmenden Produkten eine mehr oder minder bedeutsame Rolle spielen mögen (p. 144). Wie dem auch sei, jedenfalls ist es verständlich, daß (jedoch nicht bei allen Pflanzen) bei alleiniger Verdunklung des Gelenks eine besonders weitgehende Verhinderung des Eintritts der Dunkelstarre erzielt wird, da einmal nur ein beschränktes Areal dem Licht entzogen wird und da der von der Lamina ausgehende Stofftransport seinen Weg durch das unmittelbar anschließende Gelenk nehmen muß. Dagegen dürfte durch diese Faktoren wiederum nicht der Stimmungswechsel herbeigeführt werden, der sich bei Dauerbeleuchtung in dem Blatt von Phaseolus nach der Verdunklung des Gelenks einstellt und zur Aufnahme der tagesautonomischen Bewegungen führt. Ferner zeigen verschiedene Erfahrungen, sowie schon der Umstand, daß auch chlorophyllfreie Organe zu Schlafbewegungen befähigt sind, daß diese nicht von der durch die Tätigkeit der grünen Organe bewirkten Anhäufung von Assimilaten verursacht werden.[1])

1) Vgl. PFEFFER, Pflanzenphysiologie II. Aufl., Bd. 2, p. 528.

Kapitel V.

Zusammenfassung einiger Ergebnisse.[1])

Zum Zustandekommen von Schlafbewegungen bedarf es nicht einer autonomen tagesperiodischen Bewegungstätigkeit. So kommt eine solche nicht bei den Blüten von Tulipa Gesneriana, sowie bei den Blättern von Albizzia lophantha und Flemingia congesta in Betracht, die ebensovollkommene Schlafbewegungen ausführen wie die Blätter von Phaseolus vulgaris und die Blüten von Calendula arvensis, die eine tagesperiodische autonome Bewegungsfähigkeit besitzen.

Ist eine tagesautonomische Befähigung vorhanden, so kommt diese nicht unter allen Bedingungen zur Betätigung. So unterbleibt dieselbe in kontinuierlicher Beleuchtung bei den Blättern von Phaseolus und den Blüten von Calendula, die beide unter diesen Verhältnissen kurzperiodische Bewegungen ausführen, wie das auch andere Objekte tun, denen eine tagesautonomische Befähigung abgeht. Doch genügt bei den Blättern von Phaseolus die Verdunklung des Gelenks, um die tagesautonomische Tätigkeit zu erwecken, bei der die Amplitude der normalen Schlafbewegungen erreicht werden kann. Eine derartige tagesautonomische Bewegungstätigkeit wird aber im Dunkeln auch von denjenigen Blättern von Phaseolus vollbracht, die sich unter bestimmten Bedingungen bei Lichtabschluß in einem aktionsfähigen Zustand ausgebildet haben, sowie auch von den im Dunkeln entwickelten und verbleibenden Blüten von Calendula. Demgemäß veranlaßt die Dauerbeleuchtung eine Zustandsänderung (Stimmungswechsel), welche, trotz des Fortbestehens der vollen Aktionsfähigkeit, die Ausschaltung der tagesautonomischen Bewegungstätigkeit zur Folge hat, die aber im Dunkeln aktiviert wird, sofern nicht durch die Lichtentziehung die Bewegungsfähigkeit gehemmt wird.

1) Wie in dieser Abhandlung, sind auch in dieser Zusammenfassung die Resultate berücksichtigt, welche R. STOPPEL bei der Untersuchung der Blüten von Calendula arvensis erhielt.

Zwar ist aus negativen Resultaten das Fehlen einer tagesautonomischen Befähigung (die ja unter besonderen Verhältnissen aktiviert werden könnte) nicht mit aller Sicherheit zu erweisen, doch läßt sich zeigen, daß bei Tulipa, Albizzia, Flemingia unter den normalerweise in der Natur gebotenen und unter den die Schlafbewegungen herbeiführenden Verhältnissen eine tagesautonomische Bewegungsbetätigung nicht in Betracht kommt. Denn bei den Blüten von Tulipa, die den Vorteil bieten, daß sie sich sowohl im Licht, als auch im Dunkeln aktionsfähig entwickeln, werden in keinem Fall tagesautonomische Bewegungsbestrebungen bemerklich. Bei den Blättern von Albizzia und Flemingia aber werden die Schlafbewegungen dadurch als photonastische Reaktionserfolge gekennzeichnet, daß (nach dem Ausklingen derselben in Dauerbeleuchtung) durch einen tagesperiodischen Beleuchtungswechsel eine mit der Reizwirkung bis zu dem Maximalwert ansteigende Bewegungsamplitude hervorgerufen wird, während doch die Schlafbewegungen schon bei ganz schwachem Lichtwechsel mit großer Amplitude auftreten müßten, wenn es sich bei ihrem Zustandekommen nur um die Erweckung oder um die zeitliche Regulation einer tagesautonomischen Tätigkeit handeln würde.

In Übereinstimmung mit diesen Erfahrungen steht es, daß die kurzperiodische Bewegungstätigkeit, welche in Dauerbeleuchtung auch die Blätter von Flemingia ausführen, durch die Verdunklung des Gelenks dieser Pflanze nicht wesentlich geändert wird. Bei den Blättchen von Albizzia aber sind, nach dem Ausklingen der Schlafbewegungen in Dauerbeleuchtung, gleichviel ob sie in stärkerem oder in ganz schwachem Licht gehalten werden, keine Anzeichen von tagesautonomischen Bewegungsbestrebungen zu erkennen, von denen auch (nach dem Ausklingen der Schlafbewegungen) nichts bei den im Dunkeln noch aktionsfähigen Blättern dieser Pflanze zu bemerken ist. Ebenso ist von tagesautonomischen Bewegungsbestrebungen nichts wahrzunehmen, wenn die in schwachem Licht gehaltenen Blättchen von Albizzia bei mäßiger oder sehr geringer photonastischer Reizung durch einen 6:6-, 3:3- oder 2:2-stündigen Beleuchtungswechsel zu einem synchronen Bewegungsgang gebracht werden.

Die Blätter von Phaseolus und die Blüten von Calendula reagieren aber in einem solchen Grad photonastisch, daß z. B. bei dem gewöhnlichen täglichen Beleuchtungswechsel die volle Ampli-

tude der Schlafbewegungen auch ohne die Mithülfe der tagesautonomischen Tätigkeit zu Stande kommen würde. Diese hohe photonastische Reizbarkeit ergibt sich u. a. daraus, daß durch einen 18:18-stündigen Beleuchtungswechsel (bei Unterdrückung der tagesperiodischen Bestrebungen) ein synchroner Bewegungsgang ebensoleicht erzielt wird, wie bei denjenigen Objekten, welchen eine tagesautonomische Befähigung abgeht und daß, ebenso wie bei diesen, die Phasen der Schlafbewegungen schon durch schwache photonastische Reizungen z. B. um 12 Stunden verlegt werden, wenn Nachts beleuchtet und Tags verdunkelt wird. Bei den Blüten von Calendula gestattet ferner das Reaktionsvermögen durch einen 6:6-stündigen Beleuchtungswechsel einen synchronen Bewegungsgang herbeizuführen, in dem alle Ausschläge die Amplitude der Schlafbewegungen erreichen. Somit würden die Schlafbewegungen auch dann in vollem Maße fortdauern, wenn bei dem Zusammengreifen der sich tagesperiodisch wiederholenden photonastischen Reizungen und der tagesautonomischen Bewegungsbestrebungen die letzteren teilweise oder gänzlich ausgeschaltet blieben. Falls das zutreffen sollte, so würde ferner zu ermitteln sein, ob etwa die Schlafbewegungen auch bei unzulänglichen photonastischen Reizungen fortdauern, weil mit der entsprechenden Abnahme der photonastischen Reizungen die tagesautonomische Befähigung teilweise oder voll in Aktion tritt.

Zu den mannigfachen spezifischen Eigentümlichkeiten des Reaktionsvermögens gehört es u. a. auch, daß ein Bewegungserfolg bei gewissen Objekten ziemlich bald, bei andern erst lange Zeit nach der Licht- oder Temperaturänderung bemerklich wird. Begreiflicherweise wird im allgemeinen nur im ersten Fall (so z. B. bei den Blättchen von Albizzia und den Blüten von Tulipa) durch einen kurzperiodischen Licht-, bzw. Temperaturwechsel ein synchroner Bewegungsrhythmus erzielbar sein. Falls aber im zweiten Fall z. B. bei einem 6 : 6-stündigen Beleuchtungswechsel mehr oder minder deutlich ein tagesperiodischer Bewegungsrhythmus hervortritt, so kann das nur durch die besonderen reaktionellen Eigenschaften bedingt sein, wenn, wie es bei den Blättern von Flemingia zutrifft, eine tagesautonomische Bewegungsbefähigung nicht in Betracht kommt, durch die aber, wenn sie zur Verfügung steht, ebenfalls ein derartiges Resultat erzielt werden kann.

Werden die Pflanzen in Verhältnisse übertragen, in denen die Schlafbewegungen nach einiger Zeit aufhören, so wird im allgemeinen ein allmähliches Abnehmen und Ausklingen derselben eintreten, gleichviel ob dieses durch die Abnahme der Aktionsfähigkeit, oder, bei Fortbestehen dieser, durch irgendwelche andere Ursachen bedingt ist. Letzteres ist z. B. der Fall, wenn schlaftätige Pflanzen in Dauerbeleuchtung versetzt werden, in der dann gewöhnlich während einer gewissen Zeit abnehmende und ausklingende tagesperiodische Bewegungen beobachtet werden. In diesen Nachschwingungen tritt uns somit, beim Fehlen der tagesautonomischen Befähigung, ein zu den Übergangsreaktionen zählender Erfolg der tagesperiodischen aitionastischen Reaktionen entgegen, während ein solches Resultat auch durch eine tagesautonomische Bewegungstätigkeit erzielt werden kann, wenn die Befähigung zu einer solchen vorhanden ist.

Nach den Erfahrungen mit den Blättern von Phaseolus und Flemingia wird die photonastische Reizung auch dann erzielt, wenn die Lamina verdunkelt, also nur das Gelenk dem Lichtwechsel unterworfen ist, als auch dann, wenn dieser nur auf die freie Lamina wirkt, weil das zugehörige Gelenk durch eine Hülle aus schwarzer Watte verdunkelt gehalten wird. In diesem Fall wird also von der Lamina aus eine derartige dirigierende Wirkung auf das verdunkelte Gelenk ausgeübt, daß, z. B. bei Verschiebung der Beleuchtungszeit um 12 Stunden, oder bei Einführung eines 18:18-stündigen Beleuchtungswechsels derselbe Erfolg herauskommt, wie bei einem Blatt an dem kein Teil dem Licht entzogen ist.

Eine derartige Reizleitung scheint sich indes nicht in auffälliger Weise von dem dem Lichtwechsel zugänglichen auf das dem Lichtwechsel entzogene Primärblatt einer Pflanze von Phaseolus zu erstrecken. Auch vermag es die allgemein bestehende wechselseitige Beeinflussung der Organe nicht zu verhindern, daß die beiden opponierten Primärblätter von Phaseolus, wenn sie sich in verschiedenen Außenbedingungen befinden, wesentlich die den obwaltenden Verhältnissen entsprechende Bewegungstätigkeit aufnehmen. Das tritt uns auch darin entgegen, daß dann, wenn bei einer in Dauerbeleuchtung befindlichen Pflanze von Phaseolus von dem Gelenk des einen Primärblattes die verdunkelnde Wattehülle entfernt wird, in diesem in der üblichen Weise eine kurzperiodische Bewegungstätigkeit aufgenommen wird, während von dem

anderen Blatt mit verdunkelt bleibenden Gelenk die tagesautonomische Bewegungstätigkeit anscheinend in unveränderter Weise fortgesetzt wird.

Immerhin scheinen die internen Wechselwirkungen bei Phaseolus bis zu einem gewissen Grad auf einen synchronen Gang der tagesautonomischen Blattbewegungen hinzuarbeiten, der aber auch dann nur annähernd vorhanden zu sein pflegt, wenn sich die beiden Primärblätter in denselben konstanten Außenbedingungen befinden. Übrigens wird eine solche Synchronie nicht allgemein erstrebt, wie u. a. die Erfahrung zeigt, daß sich die tagesautonomischen Bewegungen der im Dunkeln entwickelten Blüten eines Individuums von Calendula in ganz verschiedenen Bewegungsphasen befinden können.

Ein auffallender Erfolg derWechselwirkungen wird aber darin bemerklich, daß durch die von der beleuchteten Lamina ausgehenden Einflüsse der Eintritt der Dunkelstarre nicht nur in dem zugehörigen Gelenk des Blattes von Phaseolus und Flemingia, sondern, bei Phaseolus, auch in dem opponierten, ganz verdunkelten Primärblatt weitgehend hinausgeschoben wird. Ein analoger, jedoch nicht so weitgehender Einfluß wird auch bei Mimosa Speggazzinii von dem beleuchteten Blatt auf das zugehörige Gelenk des Hauptblattstiels ausgeübt.

C. BRUHNS, Neue Best. d. Längendiff. zwisch. d. Sternwarte in Leipzig u. d. neuen Sternwarte auf d. Türkenschanze in Wien. 1880. ℳ 2.40.
C. NEUMANN, Über die peripolaren Koordinaten. 1880. ℳ 1.50.
—— Die Verteil. d. Elektrizität auf ein. Kugelkalotte. 1880. ℳ 2.40.
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 15. Abhdlg.: Über die aktino- und piezoelektr. Eigenschaften des Bergkrystalles und ihre Beziehung zu den thermoelektrischen. Mit 4 Tafeln. 1881. ℳ 2.—
—— Elektrische Untersuchungen. 16. Abhdlg.: Über die thermoelektr. Eigenschaften d. Helvins, Mellits, Pyromorphits, Mimetesits, Phenakits, Pennins, Dioptases, Strontianits, Witherits, Cerussits, Euklases und Titanits. Mit 3 Tafeln. 1882 ℳ 2.—
—— Elektrische Untersuchungen. 17. Abhdlg.: Über die bei einigen Gasentwickelungen auftretenden Elektrizitäten. 1883. ℳ 1.80.

XIII. BAND. (22. Bd.) 1887. brosch. Preis ℳ 30.—

G. T. FECHNER, Über die Frage des Weberschen Gesetzes u. Periodizitätsgesetzes im Gebiete des Zeitsinnes. 1884. ℳ 2.80.
—— Über die Methode der richtigen und falschen Fälle in Anwendung auf die Maßbestimmungen der Feinheit oder extensiven Empfindlichkeit des Raumsinnes. 1884. ℳ 7.—
W. BRAUNE u. O. FISCHER, Die bei der Untersuchung v. Gelenkbewegungen anzuwendende Methode, erläut. am Gelenkmechanismus des Vorderarmes beim Menschen. Mit 4 Taf. 1885. ℳ 2.—
F. KLEIN, Über die elliptischen Normalkurven der n^{ten} Ordnung und zugehörige Modulfunktionen der n^{ten} Stufe. 1885. ℳ 1.80.
C. NEUMANN, Über die Kugelfunktionen P_n und Q_n, insbesondere über die Entwicklung der Ausdrücke $P_n\,(zz_1 + \sqrt{1-z^2}\,\sqrt{1-z_1^2}\,\cos\Phi)$ und $Q_n\,(zz_1 + \sqrt{1-z^2}\,\sqrt{1-z_1^2}\,\cos\Phi)$. 1886. ℳ 2.40.
W. HIS, Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarkes und der Nervenwurzeln. Mit 1 Tafel und 10 Holzschnitten. 1886. ℳ 2.—
H. BRUNS, Über eine Aufg. der Ausgleichungsrechnung. 1886. ℳ 2.—
R. LEUCKART, Neue Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Lebensgeschichte der Nematoden. Mit 3 Tafeln. 1887. ℳ 7.—
C. NEUMANN, Über die Methode des arithmetischen Mittels. 1. Abhdlg. Mit 11 Holzschnitten. 1887. ℳ 3.20.

XIV. BAND. (24. Bd.) 1888. brosch. Preis ℳ 42.—

J. WISLICENUS, Über die räuml. Anordnung d. Atome in organisch. Molekülen u. ihre Bestimmung in geometr.-isomeren ungesättigten Verbindungen. Mit 186 Figuren. 2. Abdruck. 1889. ℳ 4.—
W. BRAUNE und O. FISCHER, Untersuchungen über die Gelenke des menschlichen Armes. 1. T.: Das Ellenbogengelenk v. O. Fischer. 2. T.: Das Handgelenk von W. Braune und O. Fischer. Mit 12 Holzschnitten und 15 Tafeln. 1887. ℳ 5.—
J. P. MALL, Die Blut- und Lymphwege im Dünndarm des Hundes. Mit 6 Tafeln. 1887. ℳ 5.—
W. BRAUNE und O. FISCHER, Das Gesetz der Bewegungen in den Gelenken an der Basis der mittleren Finger und im Handgelenk des Menschen. Mit 2 Holzschnitten. 1887. ℳ 1.—
O. DRASCH, Untersuchung über die papillae foliatae et circumvallatae d. Kaninchens u. Feldhasen. Mit 8 Tafeln. 1887. ℳ 4.—
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 18. Abhdlg.: Fortsetzung der Versuche über das elektrische Verhalten der Quarz- und der Boracitkrystalle. Mit 3 Tafeln. 1887. ℳ 2.—
W. HIS, Zur Geschichte des Gehirns, sowie der zentralen u. peripherischen Nervenbahnen. Mit 3 Taf. u. 27 Holzschn. 1888. ℳ 3.—
W. BRAUNE und O. FISCHER, Über den Anteil, den die einzelnen Gelenke des Schultergürtels an der Beweglichkeit des menschlichen Humerus haben. Mit 3 Tafeln. 1888. ℳ 1.60.
G. HEINRICIUS und H. KRONECKER, Beiträge zur Kenntnis des Einflusses der Respirationsbewegungen auf den Blutlauf im Aortensysteme. Mit 5 Tafeln. 1888. ℳ 1.80.
J. WALTHER, Die Korallenriffe der Sinaihalbinsel. Mit 1 geologischen Karte, 7 lithogr. Taf., 1 Lichtdrucktaf. u. 34 Zinkotyp. 1888. ℳ 6.—
W. SPALTEHOLZ, Die Verteilung der Blutgefäße im Muskel. Mit 3 Tafeln. 1888. ℳ 1.80.
S. LIE, Zur Theorie der Berührungstransformationen. 1888. ℳ 1.—
C. NEUMANN, Über die Methode des arithmetischen Mittels. 2. Abhdlg. Mit 19 Holzschnitten. 1888. ℳ 6.—

XV. BAND. (26. Bd.) 1890. brosch. Preis ℳ 35.—

B. PETER, Monographie der Sternhaufen G. C. 4460 u. G. C. 1440, sowie e. Sterngruppe bei o Piscium. Mit 2 Taf. u. 2 Holzschn. 1889. ℳ 4.—
W. OSTWALD, Über die Affinitätsgrößen organischer Säuren u. ihre Beziehung zur Zusammensetz. u. Konstitution ders. 1889. ℳ 5.—
W. BRAUNE und O. FISCHER, Die Rotationsmomente der Beugemuskeln am Ellbogengelenk des Menschen. Mit 5 Tafeln und 6 Holzschnitten. 1889. ℳ 3.—
W. HIS, Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. Mit 4 Tafeln. 1889. ℳ 3.—
W. PFEFFER, Beiträge zur Kenntnis der Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen. 1889. ℳ 5.—
A. SCHENK, Über Medullosa Cotta und Tubicaulis Cotta. Mit 3 Tafeln. 1889. ℳ 2.—
W. BRAUNE und O. FISCHER, Über den Schwerpunkt des menschlichen Körpers mit Rücksicht auf die Ausrüstung des deutschen Infanteristen. Mit 17 Tafeln und 18 Figuren. 1889. ℳ 8.—
W. HIS, Die Formentwicklung des menschlichen Vorderhirns vom Ende des 1. bis zum Beginn des 3. Monats. Mit 1 Taf. 1889. ℳ 2.80.
J. GAULE, Zahl und Verteilung der markhaltigen Fasern im Froschrückenmark. Mit 10 Tafeln. 1889. ℳ 3.—

XVI. BAND. (27. Bd.) 1891. brosch. Preis ℳ 21.—

P. STARKE, Arbeitsleistung u. Wärmeentwickelung bei der verzögerten Muskelzuckung. Mit 9 Tafeln u. 3 Holzschnitten. 1890. ℳ 6.—
W. PFEFFER, I. Über Aufnahme und Ausgabe ungelöster Körper — II. Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vacuolen nebst Bemerkungen über den Aggregatzustand des Protoplasmas und über osmotische Vorgänge. Mit 2 Tafeln und 1 Holzschn. 1890. ℳ 7.—
J. WALTHER, Die Denudation in der Wüste und ihre geologische Bedeutung. Untersuchungen über die Bildung der Sedimente in den ägyptischen Wüsten. Mit 8 Tafeln und 99 Zinkätzungen. 1891 ℳ 8.—

XVII. BAND. (29. Bd.) 1891. brosch. Preis ℳ 33.—

W. HIS, Die Entwicklung des menschlichen Rautenhirns vom Ende des 1. bis zu Beginn des 3. Monats. I. Verläng. Mark. Mit 4 Tafeln und 18 Holzschnitten. 1891. ℳ 4.—
W. BRAUNE und O. FISCHER, Die Bewegung des Kniegelenks, nach einer neuen Methode am lebenden Menschen gemessen. Mit 19 Tafeln und 6 Figuren. 1891. ℳ 5.—
R. HAHN, Mikrometrische Vermessung des Sternhaufens Σ 762 ausgeführt am zwölffüßigen Äquatoreal der Leipziger Sternwarte. Mit 1 Tafel. 1891. ℳ 6.—
F. MALL, Das retikulierte Gewebe und seine Beziehungen zu den Bindegewebsfibrillen. Mit 11 Tafeln. 1891. ℳ 5.—
L. KREHL, Beiträge zur Kenntnis der Füllung und Entleerung des Herzens. Mit 7 Tafeln. 1891. ℳ 5.—
J. HARTMANN, Die Vergrößerung des Erdschattens bei Mondfinsternissen. Mit 1 lithogr. Tafel u. 3 Textfiguren. 1891. ℳ 8.—

XVIII. BAND. (31. Bd.) 1893. brosch. Preis ℳ 24.—

W. HIS jun., Die Entwickelung des Herznervensystems bei Wirbeltieren. Mit 4 Tafeln. 1891. ℳ 5.—
C. NEUMANN, Über einen eigentümlichen Fall elektrodynamischer Induction. Mit 1 Holzschnitt. 1892. ℳ 3.—
W. PFEFFER, Studien zur Energetik der Pflanze. 1892. ℳ 4.—
W. OSTWALD, Über die Farbe der Ionen. Mit 7 Taf. 1892. ℳ 2.—
O. EICHLER, Anatom. Untersuchungen über die Wege des Blutstromes im menschl. Ohrlabyrinth. Mit 4 Taf. u. 3 Holzschn. 1892. ℳ 3.—
H. HELD, Die Beziehungen des Vorderseitenstranges zu Mittel- und Hinterhirn. Mit 3 Tafeln. 1892. ℳ 1.20.
W. G. HANKEL und H. LINDENBERG, Elektrische Untersuchungen. 19. Abhdlg.: Über die thermo- und piëzoelektrischen Eigenschaften der Krystalle des chlorsauren Natrons, des unterschwefelsauren Kalis, des Seignettesalzes, des Resorcins, des Milchzuckers und des dichromsauren Kalis. Mit 3 Tafeln. 1892. ℳ 1.80.
W. BRAUNE u. O. FISCHER, Best. d. Trägheitsmomente d. menschl. Körpers u. seiner Glieder. Mit 5 Taf. u. 7 Figur. 1892. ℳ 4.—

XIX. BAND. (32. Bd.) 1893. brosch. Preis ℳ 12.—

J. T. STERZEL, Die Flora des Rotliegenden im Plauenschen Grunde bei Dresden. Mit 13 Tafeln. 1893. ℳ 12.—

XX. BAND. (33 Bd.) 1893. brosch. Preis ℳ 21.—

O. FISCHER, Die Arbeit der Muskeln und die lebendige Kraft des menschlichen Körpers. Mit 2 Tafeln u. 11 Figuren 1893. ℳ 4.—
E. STUDY, Sphärische Trigonometrie, orthogonale Substitutionen und elliptische Funktionen. Mit 16 Figuren. 1893. ℳ 5.—
W. PFEFFER, Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Mit 14 Holzschnitten. 1893. ℳ 8.—
H. CREDNER, Zur Histologie der Faltenzahne paläozoischer Stegocephalen. Mit 4 Tafeln und 5 Textfiguren. 1893. ℳ 4.—

XXI. BAND. (35. Bd.) 1895. brosch. Preis ℳ 27.—

O. EICHLER, Die Wege des Blutstromes durch den Vorhof und die Bogengänge des Menschen. Mit 1 Doppeltafel. 1894. ℳ 1.—
W. G. HANKEL und H. LINDENBERG, Elektrische Untersuchungen. 20. Abhdlg.: Über die thermo- und piëzoelektrischen Eigenschaften der Krystalle des brom- und überjodsauren Natrons, des Asparagins, des Chlor- und Brombaryums, sowie des unterschwefelsauren Baryts und Strontians. Mit 2 Tafeln. 1894. ℳ 1.60.
S. LIE, Untersuch. üb. unendl. kontinuierliche Gruppen. 1895. ℳ 5.—
W. BRAUNE u. O. FISCHER, Der Gang des Menschen. I. T.: Versuch am unbelast. u. bel. Mensch. M. 14 Taf. u. 26 Textfig. 1895. ℳ 12.—
H. BRUNS, Das Eikonal. 1895. ℳ 5.—
J. THOMAE, Untersuchungen über zwei-zweideutige Verwandtschaften und einige Erzeugnisse derselben. 1895. ℳ 3.—

XXII. BAND. (37. Bd.) 1895. brosch. Preis ℳ 20.—

H. CREDNER, Die Phosphoritknollen des Leipziger Mitteloligocäns und der norddeutschen Phosphoritzonen. Mit 1 Tafel. 1895. ℳ 2.—
O. FISCHER, Beiträge zu einer Muskeldynamik. 1. Abhdlg.: Über die Wirkungsweise eingelenk. Musk. M. 8 Taf. u. 13 Textfig. 1895. ℳ 9.—
R. BOEHM, Das südamerikanische Pfeilgift Curare in chemischer und pharmakol. Bezieh. I. T.: Das Tubo-Curare. Mit 1 Taf. 1895. ℳ 1.80.
B. PETER, Beobachtungen am sechszölligen Repsoldschen Heliometer der Leipziger Sternwarte. Mit 4 Textfig. u. 1 Doppeltaf. 1895. ℳ 6.—
W. HIS, Anatom. Forschungen über Joh. Seb. Bach's Gebeine u. Antlitz nebst Bemerk. üb. dessen Bilder. Mit 15 Textfig. u. 1 Taf. 1895. ℳ 2.—

XXIII. BAND. (40. Bd.) 1897. brosch. Preis ℳ 29.—

P. DRUDE, Über die anomale elektrische Dispersion von Flüssigkeiten. Mit 1 Tafel und 2 Textfiguren. 1896. ℳ 2.—
—— Zur Theorie stehender elektr. Drahtwellen. M. 1 Tzf. 1896. ℳ 5.—
M. v. FREY, Untersuchungen über die Sinnesfunktionen der menschl. Haut. 1. Abh.: Druckempfind. u. Schmerz. M. 16 Textfig. 1896. ℳ 5.—
O. FISCHER, Beiträge zur Muskelstatik. 1. Abhandlg.: Über das Gleichgewicht zwischen Schwere und Muskeln am zweigliedrigen System. Mit 7 Tafeln und 21 Textfiguren. 1896. ℳ 6.—
J. HARTMANN, Die Beob. d. Mondfinstern. M. 4 Textfig. 1896. ℳ 5.—
O. FISCHER, Beiträge zu einer Muskeldynamik. 2. Abhdlg.: Über die Wirkung der Schwere und beliebiger Muskeln auf das zweigliedrige System. Mit 4 Taf. und 12 Textfig. 1897. ℳ 6.—

XXIV. Band. (42. Bd.) 1898. brosch. Preis ℳ 23.50.

R. BOEHM, Das südamerikanische Pfeilgift Curare in chemischer und pharmakologischer Beziehung. II Teil (Schluß). I Das Calebassencurare. II. Das Topfcurare. III. Über einige Curarerinden. Mit 4 Tafeln und 1 Textfigur. 1897. ℳ 3.—

W. WUNDT, Die geometrisch-optischen Täuschungen. Mit 65 Textfiguren. 1898. ℳ 5.—

P. PETER, Beobachtungen am sechszöll. Repsoldschen Heliometer der Leipz Sternwarte. 2. Abhdlg Mit 2 Textfig. u. 1 Taf. 1898. ℳ 5.—

H. CREDNER, Die Sächsischen Erdbeben während der Jahre 1889 bis 1897. Mit 5 Taf. u. 2 in d. Text gedruckt. Kärtch. 1898. ℳ 4.50.

W. HIS, Über Zellen- und Synkytenbildung, Studien am Salmonidenkeim. Mit 14 Figuren im Text. 1898. ℳ 4.—

W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 21. Abhdlg.: Über die thermo- und piezo-elektrischen Eigenschaften der Krystalle des ameisensauren Baryts, Bleioxyds, Strontians und Kalkes, des salpetersauren Baryts und Bleioxyds, des schwefelsauren Kalis, des Glycocolls, Taurins und Quercits. Mit 2 Tafeln. 1899. ℳ 2.—

XXV. BAND. (43. Bd.) 1900. brosch. Preis ℳ 26.30.

O. FISCHER, Der Gang des Menschen. II. T.: Die Bewegung des Gesammtschwerpunktes und die äußeren Kräfte Mit 12 Tafeln und 5 Textfiguren. 1899. ℳ 8.—

W. SCHEIBNER, Über die Differentialgleichungen der Mondbewegung. 1899. ℳ 1.50.

W. HIS, Protoplasmastudien am Salmonidenkeim. Mit 3 Tafeln und 21 Textfiguren. 1899. ℳ 5.—

W. OSTWALD, Periodische Erscheinungen bei der Auflösung des Chroms in Säuren. Erste Mitteilung. Mit 6 Tafeln. 1899. ℳ 3.—

S. GARTEN, Beiträge zur Physiologie des elektrischen Organes des Zitterrochen. Mit 1 Lichtdruck- u. 3 lithograph. Taf. 1899 ℳ 5.—

W. SCHEIBNER, Zur Theorie des Legendre-Jacobischen Symbols $\left(\frac{n}{m}\right)$. 1900. ℳ 1.80.

W. OSTWALD, Dampfdrucke ternärer Gemische. Mit 36 Textfiguren. 1900 ℳ 2.—

XXVI. BAND. (45. Bd.) 1901. brosch. Preis ℳ 36.—

E. BECKMANN, Neue Vorrichtungen zum Färben nichtleuchtender Flammen (Spektrallampen). Mit 2 Tafeln. 1900. ℳ 2.—

W. OSTWALD, Periodische Erscheinungen bei der Auflösung des Chroms in Säuren. Zweite Mitteil. Mit 16 Textfig. 1900. ℳ 2.50

O. FISCHER, Der Gang des Menschen. III. T.: Betracht. über die weiteren Ziele der Untersuch. u. Überblick über die Bewegungen der unteren Extremitäten. Mit 7 Taf. u. 3 Textfig. 1900. ℳ 6.—

W. HIS, Lecithoblast und Angioblast der Wirbeltiere. Histogenetische Studien. Mit 102 Textfiguren. 1900. ℳ 8.—

S. GARTEN, Über rhythmische, elektrische Vorgänge im quergestreiften Skelettmuskel. Mit 13 Doppeltafeln. 1901. ℳ 5.50.

R. FICK, Über die Bewegungen in den Handgelenken. Mit 8 Figuren im Text, 7 photograph. u. 3 lithograph. Tafeln. 1901. ℳ 6.50.

O. FISCHER, Der Gang des Menschen. IV. T.: Über die Bewegung des Fußes und die auf denselben einwirkenden Kräfte. Mit 3 Tafeln und 11 Textfiguren. 1901. ℳ 5.50.

XXVII. BAND. (46. Bd.) 1902. brosch. Preis ℳ 35.30.

E. GROSSMANN, Beobachtungen am Repsold'schen Meridiankreise der von Kuffner'schen Sternwarte in Wien-Ottakring in den Jahren 1896—1898. Mit 4 Textfiguren. 1901. ℳ 6.—

C. NEUMANN, Über die Maxwell-Hertzsche Theorie. Mit 3 Textfiguren. 1901. ℳ 3.50.

W. HIS, Beobachtungen zur Geschichte der Nasen- u. Gaumenbildung beim menschlichen Embryo. Mit 48 Figuren i. Text. 1901. ℳ 3.80.

F. MARCHAND, Über das Hirngewicht des Menschen. 1902. ℳ 3.—

O. FISCHER, Das statische und das kinetische Maß für die Wirkung eines Muskels, erläutert an ein- und zweigelenkigen Muskeln des Oberschenkels. Mit 12 Tafeln. 1902. ℳ 7.50.

B. PETER, Beobachtungen am sechszöll. Repsoldschen Heliometer der Leipziger Sternwarte. 3. Abhdlg. Mit 1 Tafel. 1902. ℳ 2.50.

W. SCHEIBNER, Zur Theorie des Legendre-Jacobi'schen Symbols $\left(\frac{n}{m}\right)$, insbesondere über zweiteil. komplexe Zahlen. 2. Abhdlg. Mit 2 Textfiguren. 1902. ℳ 3.50.

C. NEUMANN, Über die Maxwell-Hertzsche Theorie. 2. Abhdlg. Mit 3 Textfiguren. 1902. ℳ 3.50.

F. HAYN, Selenographische Koordinaten. 1. Abhdlg. 1902. ℳ 2.—

XXVIII. BAND. (49. Bd.) 1903. brosch. Preis ℳ 31.—

H. HELD, Untersuchungen über den feineren Bau des Gehörorgans der Wirbeltiere. I. Zur Kenntnis des Cortischen Organs und des Goltzschen Sinnesapparates bei Säugetieren. Mit 4 Doppeltafeln. 1 Tafel und 2 Figuren im Text. 1902. ℳ 6.—

C. NEUMANN, Über die Maxwell-Hertz'sche Theorie. 3. Abhdlg. Mit 3 Textfiguren. 1903. ℳ 1.50.

F. ZIRKEL, Über Urausscheidungen in rhein. Basalten. 1903. ℳ 3.—

H. HELD, Über den Bau der Neuroglia und über die Wand der Lymphgefäße in Haut und Schleimhaut. Mit 60 Figuren im Text und auf Tafeln. 1903. ℳ 6.50

O. FISCHER, Der Gang des Menschen. V. T.: Die Kinematik des Beinschwingens. Mit 5 Doppeltafeln und 8 Textfiguren. 1903. ℳ 5.—

H. CREDNER, Der vogtländ. Erdbebenschwarm v. 13. Febr. bis zum 18. Mai 1903 u. seine Regis[illegible] durch das Wiechertsche Pendelseismometer i. Leipzig. Mit [illegible]mogr. a. Textfig. u. 1 K. 1904. ℳ 5.—

O. FISCHER, Der Gang des Mens[illegible]n. VI. T.: Über den Einfluß der Schwere und der Muskeln auf die Schwingungsbewegung des Beins. Mit 3 Doppeltafeln und 7 Textfiguren. 1904. ℳ 4.—

XXIX. BAND. (51 Bd.) 1906. brosch. Preis ℳ 25.20

F. HAYN, Selenographische Koordinaten. 2. Abhdlg. Mit 4 Tafeln 1904. ℳ 6.—

H. HELD, Zur weiteren Kenntnis der Nervenendfüße und zur Struktur der Sehzellen. Mit 1 Doppeltafel. 1904. ℳ 2.—

C. CORRENS, Gregor Mendels Briefe an Carl Nägeli 1866—1873. Ein Nachtrag zu den veröffentlichten Bastardierungsversuchen Mendels. Mit einem Faksimile. 1905. ℳ 3.—

O. FISCHER, Über die Bewegungsgleichungen räumlicher Gelenksysteme. Mit 6 Textfiguren. 1905. ℳ 3.50.

A. NATHANSOHN, Über die Bedeutung vertik. Wasserbeweg. für die Produktion des Planktons im Meere. Mit 1 Karte. 1906. ℳ 4.—

E. MARX, Die Geschwindigkeit der Röntgenstrahlen. Mit 6 Textfiguren. 1906. ℳ 1.60

B. PETER, Beobachtungen am sechszölligen Repsoldschen Heliometer der Leipziger Sternwarte. 4. Abhdlg. Triangulation von 28 Sternen in den Hyaden. 1906. ℳ 3.50.

H. BRUNS, Das Gruppenschema für zufäll. Ereignisse. 1906. ℳ 1.60.

XXX. BAND. (56. Bd.) 1909. brosch. Preis ℳ 22.40.

F. HAYN, Selenographische Koordinaten. 3. Abhandlung. Mit 1 lithographischen Tafel. 1907. ℳ 4.—

W. MÖBIUS, Zur Theorie des Regenbogens und ihrer experimentellen Prüfung. Mit 24 Figuren im Text. 1907. ℳ 5.—

W. PFEFFER, Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane. Mit 36 Textfiguren. 1907. ℳ 8.—

B. PETER, Parallaxenbestimmungen an dem Repsoldschen Heliometer der Leipziger Sternwarte. 1908. ℳ —.80.

O. WIENER, Der Zusammenhang zwischen den Angaben der Reflexionsbeobachtungen an Metallen und ihren optischen Konstanten. Mit 18 Figuren im Text. 1908. ℳ 2.60.

A. v. OETTINGEN, Elemente der projektiven Dioptrik. Mit 9 Figuren auf 2 Tafeln. 1909. ℳ 2.—

XXXI. BAND. (58. Bd.) 1909. brosch. Preis ℳ 25.20.

O. FISCHER, Zur Kinematik des Listingschen Gesetzes. Mit 2 Tafeln und 32 Figuren im Text. 1909. ℳ 3.40.

C. NEUMANN, Über das logarithmische Potential einer gewissen Ovalfläche. Mit 6 Abbildungen im Text. 1909. ℳ 3.—

A. VON OETTINGEN, Robert Mayers wissenschaftlicher Entwicklungsgang im Jahre 1841. Vortrag, gehalten am 25. Mai 1908. 1909. ℳ 1.—

E. VON MEYER, Über Zersetzungsweisen vierfach-alkylierter Ammoniumverbindungen. Nach eigenen Versuchen und Untersuchungen von E. Schwabe. 1909. ℳ 1.—

H. HELD, Untersuchungen über den feineren Bau des Ohrlabyrinthes der Wirbeltiere. II. Zur Entwicklungsgeschichte des Cortischen Organs und der Macula Acustica bei Säugetieren und Vögeln. Mit 18 Tafeln. 1909. ℳ 7.—

F. HAUSDORFF, Die Graduierung nach dem Endverlauf. 1909. ℳ 1.60.

K. ROHN, Der Büschel von Flächen 2. Grades im Raume S_n und ein $(n+1)$-Flach in besonderer Beziehung zu ihm. 1909. ℳ 1.20.

F. MARCHAND, Über die normale Entwicklung und den Mangel des Balkens im menschlichen Gehirn. Mit 5 Tafeln und 32 Figuren im Text. 1909. ℳ 7.—

XXXII. BAND. (62. Bd.) 1913. brosch. Preis ℳ 35.—

O. FISCHER, Zur Kinematik der Gelenke vom Typus des Humero-Radialgelenks. Mit 28 Figuren im Text. 1909. ℳ 3.50.

E. MARX, Zweite Durchführung der Geschwindigkeitsmessung der Röntgenstrahlen. Experimentaluntersuchung. Mit 14 Figuren im Text und 10 Kurventafeln. 1910. ℳ 4.—

W. PFEFFER, Der Einfluß von mechanischer Hemmung und von Belastung auf die Schlafbewegungen. Mit 31 Textfig. 1911. ℳ 6.—

H. MIEHE, Javanische Studien. Mit 25 Textfiguren. 1911. ℳ 6.—

E. GROSSMANN, Die Polhöhe der Leipziger Sternwarte. 1912. ℳ 3.50.

O. WIENER, Die Theorie des Mischkörpers für das Feld der stationären Strömung. Erste Abhandlung: Die Mittelwertsätze für Kraft, Polarisation und Energie. Mit 9 Figuren im Text. 1912. ℳ 4.—

K. H. SCHEUMANN, Petrographische Untersuchungen an Gesteinen des Polzengebietes in Nord-Böhmen, insbesondere über die Spaltungsserie der Polzenit-Trachydolerit-Phonolith-Reihe. Mit 34 Fig. im Text nach Zeichnungen des Verfassers. 1913. ℳ 8.—

XXXIII. BAND.

F. HAYN, Selenographische Koordinaten. 4. Abhandl. Mit 11 Tafeln. 1914. ℳ 8.—

C. NEUMANN, Über die Dirichletsche Theorie der Fourierschen Reihen. Ein Versuch, die Dirichletsche Theorie so umzugestalten, daß sie Auskunft gibt nicht nur über die Gleichwertigkeit zwischen der gegebenen Funktion und der ihr entsprechenden Fourierschen Reihe, sowie über die Konvergenz der Reihe, sondern auch über die Gleichmäßigkeit dieser Konvergenz. Mit 7 Figuren im Text. 1911. ℳ 3.—

XXXIV. BAND.

W. PFEFFER, Beiträge zur Kenntnis der Entstehung der Schlafbewegungen. Mit 36 Figuren im Text. 1915. ℳ 6.—

Leipzig, Dezember 1915. **B. G. Teubner.**